UNIVERSITÉ D'ALGER

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

ANNÉE 1969 — N°

Etude de l'Electrorétinogramme de crustacés isopodes

Travail du Laboratoire de Biophysique

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

présentée et soutenue publiquement le Décembre 1969

par

BENGUERRAH Abderrahman

Né le 20 Mars 1941 à Labaraque (Titteri)

MEMBRES DU JURY

MM. P. CARRICABURU, Professeur de Biophysique ..... Président

M.A. MERIOUA, Professeur de Clinique médicale .....

Ch. BOURRAT, Maître de conférences Agrégé (Neurologie)... Juges

R.L. BOYER, Maître de conférences Agrégé (Ophtalmologie)..

UNIVERSITÉ D'ALGER

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

ANNÉE 1969 — N°

Etude de l'Electrorétinogramme de crustacés isopodes

Travail du Laboratoire de Biophysique

THÈSE

POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

présentée et soutenue publiquement le Décembre 1969

par

BENGUERRAH Abderrahman

Né le 20 Mars 1941 à Labaraque (Titteri)

MEMBRES DU JURY

MM. P. CARRICABURU, Professeur de Biophysique ..... Président

M.A. MERIOUA, Professeur de Clinique médicale .....
Ch. BOURRAT, Maître de conférences Agrégé (Neurologie)... } Juges
R.L. BOYER, Maître de conférences Agrégé (Ophtalmologie)..

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

S E R M E N T D ' H I P P O C R A T E

----------o----------

En présence des Maîtres de cette Faculté, de mes chers condisciples et selon la tradition d'Hippocrate, je promets et je jure d'être fi--dèle aux lois de l'honneur et de la probité dans l'exercice de la Médecine.

Je donnerai mes soins gratuits à l'indigent et n'exigerai jamais un salaire au dessus de mon travail. Admis dans l'intérieur des maisons , mes yeux ne verront pas ce qui s'y passe,ma lan--gue taira les secrets qui me seront confiés et mon état ne servira pas à corrompre les moeurs ni à favoriser le crime.

Respectueux et reconnaissant envers mes Maîtres, je rendrai à leurs enfants l'instruction que j'ai reçue de leurs pères.

Que les hommes m'accordent lleur estime si je suis fidèle à mes promesses. Que je sois couvert d'opprobre et méprisé de mes confrères,si j'y manque.

A mes parents

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41542711_0020

A mes maîtres

A mes amis

Nous remercions le personnel du Laboratoire de Biophysique pour la réalisation tehnique de ce travail.

Monsieur le Professeur P.CARRICABURU

Professeur de Biophysique

Docteur ès Sciences Physiques

Vous nous avez largement ouvert votre laboratoire. Vous nous avez fait entrevoir cet autre aspect de la médecine,dans toute sa rigueur scientifique et,qu'actuellement vous nous enseignez avec une extrême bienveillance. Vous nous avez inspiré cette thèse. Nous voudrions vous assurer de notre gratitude.

Monsieur le Professeur M.A. MERIOUA

Professeur de Clinique Médicale

Stagiaire,puis Externe dans votre Service ,nous avons eu l'oc-casion de bénéficier de votre enseignement et aussi d'apprécer le grand intéret que vous portez à vos élèves en général.Vous avez bien voulu accepter d'être dans ce jury ,nous vous en remercions.

Monsieur le Prôfesseur CH. BOURRAT

Professeur de Clinique Neurologique.

Nous orientant,actuellement ,vers l'étude des aspects bioph-ysiques du systeme nerveux,c'est dans votre Service ,que nous avon appris les premiers éléments de la neurologie,au cours de nôtre fonction d'interne. Vous vous etes intéréssé à notre travail en acceptant de faire partie de ce jury , nous vous en remercions.

Monsieur le Professeur R.L. BOYER

Professeur de Clinique Ophtalmologique

Nous avons eu 1' occasion de bénéficier de votre ensei-gnement , au cours de nos stages hospitaliers , en clinique ophtalmologique .Vous avez accepté avec une extrême bienvei-llance et intéret de juger ce travail , nous vous en rem-erciens .

TABLE DES MATIERES

Page

Introduction 8

CHAPITRE I : Généralités.....II

CHAPITRE II : Appareillage et protocole expérimental 23

CHAPITRE III : Résultats 34

CONCLUSION : 70

BIBLIOGRAPHIE : 7I

I N T R O D U C T I O N

Il y'a maintenant une quarantaine d'années que l'electrorét--inographie est employée dans l'exploration fonctionnelle de la rétine, et il n'apparaît plus comme nécessaire,de signaler ce fait en introduction à un travail portant sur ce sujet.

Nous rappelons toutefois, que les premières recherches clini--ques furent effectuées essentiellement par KARPE (Suède) , M. MONIER et AMSLER (Suisse) ,et qu'actuellement ,l'ERG n'est plus considéré comme une methode d'éxamende caractére exeptionnel en clinique ophtalmologique. On peut même dire qu'elle constitue un élément essentiel du diagnostic ,et quelquefois elle est la seule méthode permettant celui-ci.

Cependant , comme ailleurs , et peut être plus particuliere--ment ici , l'interpretation de l'ERG en clinique nécessite une sérieuse connaissance de la physiologie visuelle.

Si d'importants progres ont été réalisés ces dernières années - trois chercheurs se sont vus décerner le prix NOBEL, en I967,pour leurs travaux concernant les processus electrophy--siologiques et chimiques : R. GRANIT , K. K. HARTLINE et G. WALD - dans ce domaine , il faut dire que les problèmes que pose l'ERG sont loins d'être résolus.

C'est pour simplifier ces difficultés ,qu'en recherhe fondamentale ,l'expérimentateur s'adresse à des animeaux dont l'appareil oculaire se prête mieux à l'étude

De très nombreux enregistrements ont été effectués et l'on a retrouvé d'une façon constante les mêmes caracteres principaux de l' ERG à travers l'echelle des Vertébrés et des Invertébrés. Nous signalerons cependant dans le chapitre de généralités ,les remarques qu'il faudraitfaire concernant l'anatomie de ces deux classes d'animeaux ,afin de comparaison.

Notre étude électrorétinographique a porté sur les Crustacés Isopodes , un sous-ordre , dont l' Embranchement constitue un excellent matériel pour l'étude des problèmes fondamentaux de de la physiologie visuelle.

Mais contrairement aux autres Articulés ,qui ont fait l'ob--jet de travaux le plus souvent très complets , la majeure partie des Isopodes a été très peu ou pas du tout , à notre connaissance,solliscitée par les expérimentateurs.

Avant d'exposer les résultats obtenus,notamment les modi--fications de l'ERG enfonction de certains paramètres , il nous a semblé nécessaire , en plus du chapitre de généralités , de consacrer un second à la description de l'appareillage et de la technique employés.

En effet , on enregistre chaque année de par le monde, de nombreuses publications consacrées à la électrorétinographie, et le fait que les différents auteurs n'utilisent pas toujours la même technique , rend difficile toute étude d'ensemble, comme l'ont souligné plusieurs expérimentateurs.

C H A P I T R E I

GENERALITES :

-Définitions

-Historique

-Yeux et ERG à travers l'echelle animale

-Origine et décomposition de l'ERG

Entre les couches externes et les couches internes de la rétine , existe d'une façon constante et en dehors de toute stimulation , une différence de potentiel dite , potentiel de repos que l'on peut objectiver par l'enregistrement.

Sous l'action de la lumière - excitant physiologique de la rétine - , cette difference de potentiel varie et on parle de potentiel d'action rétinien . C'est là une propriété générale de la matière vivante.

L'electrorétinographie est l'enregistrement de ces variations de potentiel. L'electrorétinographie (ERG) est le tracé obtenu

C'est en I849 , que DU BOIS - RAYMOND , découvrit l'existence de ce potentiel de repos , entre la cornée positive et l'arrière de l'oeil négatif , et c'est seize ans plus tard, que HOLMGREEN a pu démontrer que l'oeil de la grenouille répondait à la stimula -tion lumineuse par un courant d'action.

L'enregistrement par GOTH en I903 ,de cette variation de po- -tentiel , constituait le premier électrorétinogramme obtenu à l'aide d'un électromètre capllaire.

Ces définitions et cet historique rappelés , nous allons maintenant évoquer certains côtés seulement de cette complexe questions , qu'est l'électrorétinographie.

Ces points seront choisis à trvers toute l'échelle animale d'une part parce que ils sont plus ou moins résolus suivant qu'il s'agisse de tel ou tel autre animal invertébré ou vertébré , d'autre part afin de situer notre travail.

Il n'y a pas de doute que la connaissance d'un problème chez une classe d'animeaux ,aide à une meilleure compréhension de celui-ci , chez l'autre classe.

Mais il faudrait au préalable remarquer qu'il existe une grande diffèrence anatomique des yeux chez les divers animeaux.

Cette remarque ,amène naturellement le sujet de l'analyse

morphologique de l'ERG . C'était là la première étape dans l'étude de celui-ci.

Dans un deuxième temps , les chercheurs essayerent de conn--aitre l'origine anatomique de l'ERG et de le décomposer.

La phase actuelle du travail sur léERG ,consiste à déterminer le rôle de chaque composante de celui-ci,dans les fonctions rétiniennes.

Ce seront là ,les problèmes que nous soulevons dans cette deuxième partie de ce chapitre.

La sensibilité à la lumière ,s'opère à travers l'échelle animale par toute une gamme de récepteurs, allant de cellules réparties à travers toute la surface du corps et détectant le seul degré de luminosité , jusqu'à la rétine humaine véritable centre nerveux avec des propriétés intégratives (VIAUD I938)

Des Invertébrés jusqu'aux Vertébrés ,la photoréception va se developper par l'apparition de formations histologiques de plus en plus différenciées.

Les organes visuels des Arthropodes sont anatomiquement très différents de l'oeil vésiculaire des Vertébrés . Ils présentent au sein même des différentes classes ,une certaine diversité. On peut ramener celle-ci à trois types fondamentaux. (9)

I - l'oeil des O nychophores.
2 - l'oeil des Chélicérates.
3 - l'oeil des Crustacés et des INsectes.

L'oeil composé est typique des Crustacés et des Insectes. Il est formé par un ensemble de petits éléments , dits ommatidies dont le nombre est souvent très variable.

Chez Ligia occidentalis - un Crustacé Isopode marin - ils sont au nombre de 900 . Chaque ommatidie est un véritable oeil élémentaire . Elle se (24) compose de l'extérieur vers l'intérieu--eur.

- d'une couche lenticulaire qui surmonte un crita--llin de forme conique

- autour de l'axe optique de cet ensembledioptrique , sont disposées des cellules sensorièlles ou rétiniènnes.

Chez Ligia occidentalis ,ces cellules sont au nombre de 8. Elles forment un manchon cylindrique derrière le cristallin sur une distance de I20 micromètres environ,pour l'ommatidie située au centre de l'oeil.

Sept de ces cellules sécretent au centre du cylindre qu'elles une baguette réfringente,appelée Rhabdome. le diamètre de ces cellules varie de 6 à I2 micrometres. La huitième cellule,excen--trique ,n'atteint à aucun moment l'axe du cylindre rétinien.

L'ommatidie est en outre tapissée extérieurement par une couche de cellules pigmentaires . Les rayons lumineux captés sont conduits dans le Rhabdome où se produisent les réactions chimiq--ques qui dépolarisent la membrane des cellules rétiniènnes , donnant ainsi naissance à un influx qui se propage le long du nerf optique. Celui-ci est formé par l'ensemble des fibres nerv--euses issues des ommatidies ,à raison d' une fibre par omma--tidie.

On voit donc que ce systeme constitue un matériel expérime--rimentale de choix ,se prêtant plus facilement à la manipulation que la rétine des Vertébrés.A titre d'exemple nous citons les études de microscopie élevtronique, faîtes par PEDLER (2I), che--ez l'homme etqui montrent l'existence de structures extremement fines dans toutes les couches synaptiques ,encore plus nombreuses dans le sens latéral que dans le sens de l'épaisseur de la rétine

Ces structures formeraint le réseau rétinien d'un ordinateur qui coderait l'information,avant sa transmission le long du nerf optique.

Notons aussi que chez les mammiferes , les rayons lumineux atteignent les couches réceptrices indirectement.

On comprend ,que dans ces conditions , on trouve une grande variété des ERG ,tant au point de vue morphologique, qu'au point de vue polarité.

De très nombreux travaux ont été accumulés ces derniers temps et des classifications morphologiques de l'ERG suivant le type de rétine ,sont possibles.

Nous nous contentons de donner ,chez les Vertébrés ,un exemple de chaque tyoe de rétine , c'est à dire : le type E où prédominent les bâtonnets (mammifers - Fig. 2 et 8), le type I où prédominent les cônes (oiseaux, batraciens -Fig. I),selon GRANIT. Il existe cependant des rétines qui ne comportent que l'un ou l'autre type de cellule.

Chez les Invertébrés , les Arthropodes ont de plus ,beaucoup bénéficié de la tecnique des microelectrodes. L'oeil de la Limule uniquesurvivant du groupe des gigantostracés de l'ère primaire a été tres étudié . (Fig. 4). Après un temps de latence ,nous avons une onde de dépolarisation sur laquelle viennent se greffer de nombreux spikes. C'est donc un ERG monophasique .

Mais ce n'est pas là une règle générale, comme ont le faire croire certains auteurs . On a retrouvé chez le ScorpionAndroc-tonus australis ,des tracés nettement polyphasiques (4), Fig.6 -

Les Insectes ont ,eux aussi ,fait l'objet de tres nombreux tacés ,notamment à propos de la vision des couleurs.

Là aussi on avoulu schematiser leschoses . on distingue d'ap-res AUTRUM ,deux types de tracés : ERG monophasique à frequence critique de fusion (F.F.F.) basse etERG diphasique à F.F.F. élevée.

En fait , il semble qu'à la suite de travaux portant sur de nombreuses espèces d'insectes et effectués dans ce laboratoire par R. FOUCHARD et P. CARRICABURU, les deux types d'AUTRUM ne sont que les deux extrêmes d'une suite continue d'ERG. (IO)

Fig.1- ERG d'Ecureil,alaté à l'obscurité.
(d'après TAISLEY)

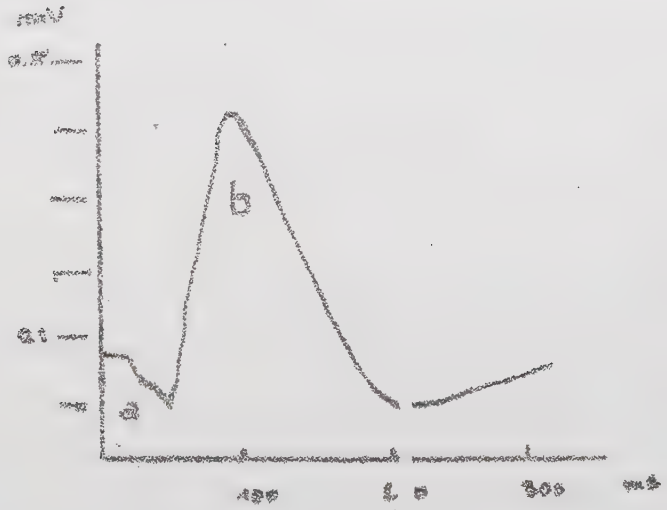


Fig. 2 . ERG simplifié, en réponse à un stimulus bref obtenu chez l'homme (D'après W. STRAUB)

Les figures 3 , 4 ,7, 5, 6, représentent des ERG d'Invertébr -es ,les deux derniers tracés ont été enregistrés à l'aide de l'appareillage que nous décrirons plus loins (4 et I0)

Nous rappelons aussi les principaux résultats concernant l'ERG de ligia occidentalis,seul Crustacé isopode dont l'oeil ait été étudié au point de vue électrique à notre connaissance.

Nous signalerons cependant dans le chapitre suivant ,les dif- -férences anatomiques,existant entre l'oeil de cet Isopode marin et l'oeil des Isopodes terrestres que nous avonsétudiés. Fig.7)

L'ERG de cet animal ,intact ,en réponse à une illumination de grande intensité ,et de I/8 de seconde de durée ou plus , commence par un "on-effect " diphasique dont le premier accident est rapide et de polarité négative (24) . Celui-ci est suivi par une déflection positive . Le$ tracé revient rapidement à la ligne de base duranr l'illumination et se termine par une onde (off) positive .

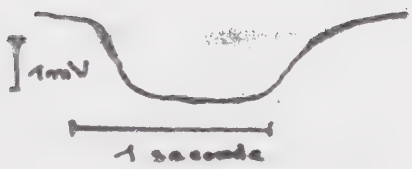
Au cours de l'adaptation de l'oeil à l'obscurité , l'ampli- -tude de l'ERG augmentait ,de même que furent notés des états de facilitation dans certaines conditions de manipulation.

Avec une illumination de la cornée de l'ordre de I50.000 lux la F.F.F. est de I20 / sec.

Nous venons de voir qu'il existe une grande varieté anatom- -ique des organes visuels à travers l'échelle animale.

Pourtant la vision s'effectue par des phénomènes de même ordre chez les Vertébrés comme chez les INvertébrés .(20)

On retrouve chez la mouche la stratification compliquée d'une régulation géométrique caractéristique des centres visuels des Vertébrés . Plus, la vision chez cet insecte paraît ,par certains côtés , beaucoup plus compliquée que celle des Vertébré



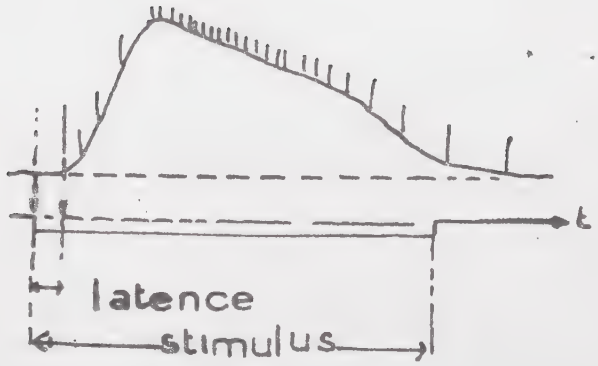
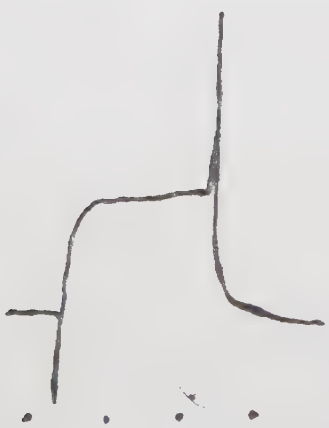


Fig. 3. ERG de Tachycines. Fig. 4 . ERG de Limule.



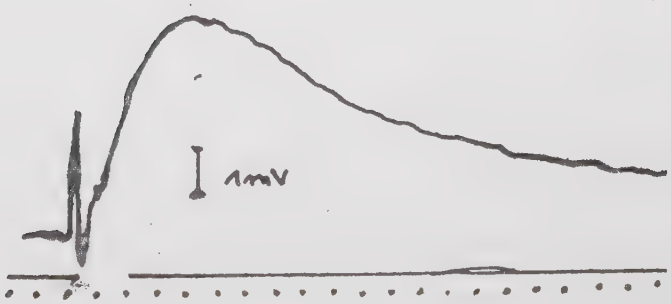


Fig. 5: ERG de m ouche

Fig; 6 - ERG de Scorpion.

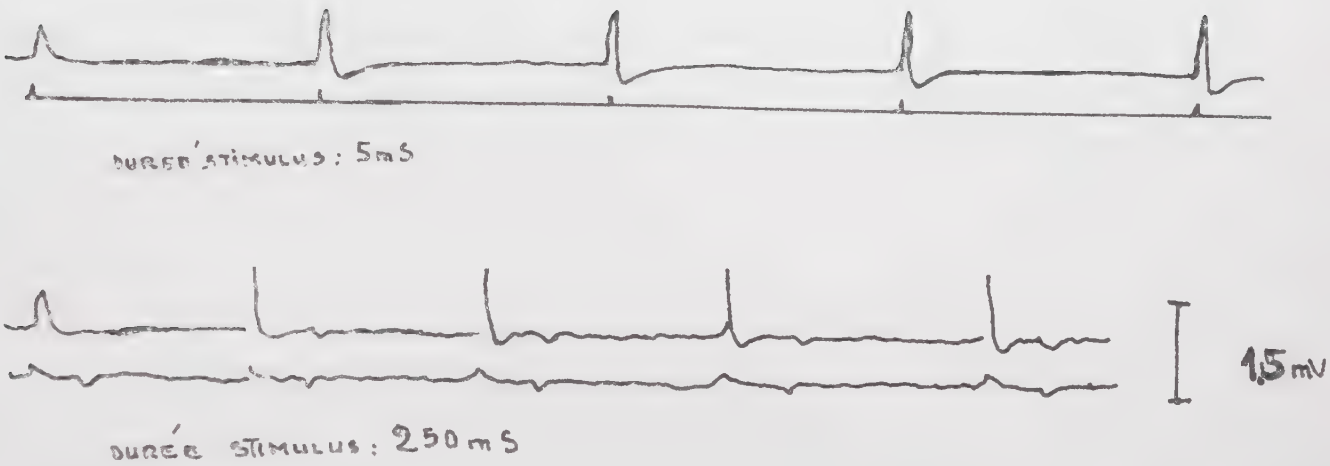


Fig. 7 - ERG de Ligia occidentalis
7 stimulus / sec (d'après RUCK et JAHN)

La variation du potentiel de repos sous l'effet de l'excitant spécifique , consiste en une dépolarisation de la membranex des cellules réceptrices, phénomène qu'on peut mettre en évidence au moyen de microélectrodes placées dans ces cellules.

On appelle " potentiel générateur " cette dépolarisation et c'est grâce à celle-ci qu'il y a activation de la fibre nerveuse qui part de la cellule photoréceptrice. Ces potentiels générat--eurs , furent enregistrés chez Limulus par FUORTES.

Cependant l'ERG n'est pas seulement un potentiel générateur C'est la résultante de celui-ci et potentiel de récepteur.

L'étude à l'aide de microélectrodes ,permet depenser que le premier est engendré par les cellules excentriques alors que les cellules rétiniennes donnet naissance au second. (I5)

Nous reprenons maintenant le schéma donné par GRANIT (Fig. 8.). On observe successivement :

- une onde a négative
- une onde b positive
- une onde c positive durant pendant tout le temps d'illumination.
- une onde d survenant au cours de la céssation de la stimulation.

Cet ERG correspond à une rétine de type E (chat)et,est décomposé en trois ondes élémentaires : P_I , P_{II} et P_{III} , grâce à l'action de l'éther.

Ce schéma demeure classique ,quoique des études récentes y ont apporté quelques modifications . C'est qu'actuellement ,on décompose P_{III} en une phase négative rapide correspondant à l'onde "a " et une autre phase lente très distincte (NOELL et DANIS) - (22) . Par la suite on a découvert diverses compo-santes ,mineures ,celles-là.

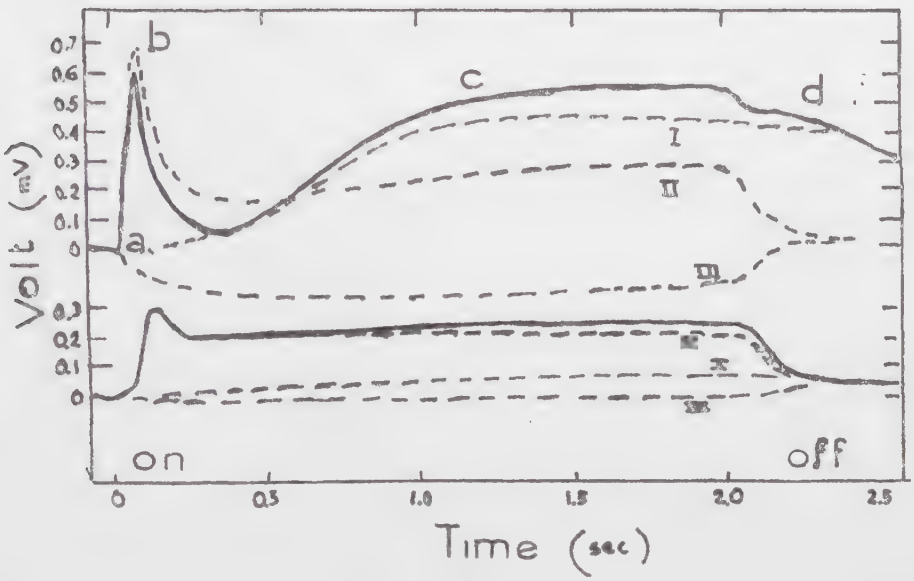


Fig. 8 - Decomposition de l'ERG en trois composantes.
-En haut, erg correspondant à un éclairement fort
-En bas , ERG correspondant à un éclairement faible
(d'après GRANIT)

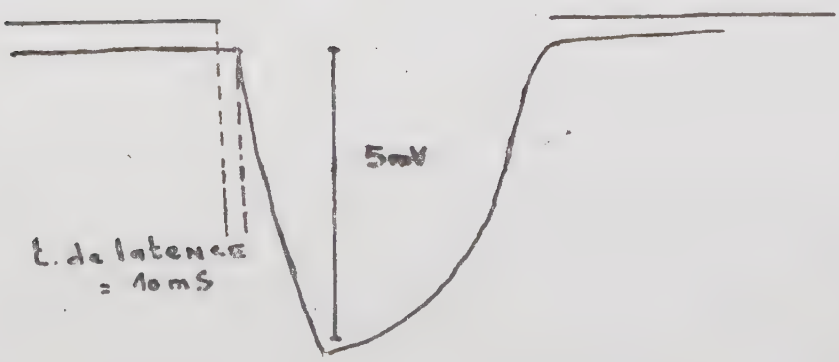


Fig. 9 - Potentiel de recepteur , d'un cône de carpe d'après TOMITA.

Mais l'ERG est un phénomène électrique global qui correspond à l'activation dans les rétines demammifères ,à un ensemble de cellules ,et le grand problème est celui de l'origine de ces composantes.

Il fallait rechercher la réponse unitaire ,par l'emploi de m microélectrodes . Nous avons vu le cas de LIMULUS , celui des Vertébrés est à peine résolu.

Nous passons sur les travaux de SVAETICHIN , OTTOSON , MURAKAMI et surtout sur l'E.R.P. (early réceptor potential) deBROWN en 1964 - ce dernier travail fut une véritable déception - pour arriver à ceux de TOMITA (Japon) (II)

Utilisant des microélectrodes et travaillant sur une rétine de carpe fixée sur unetable vibrante , TOMITA ,receilla bel et un potentiel de récepteur (;Fig. 9)

L'introduction par électrophorèse d'un colorant dans la rétin -e ,servant comme électrolyte ,montra que la microélectrode était bien dans le cône.

Signalons d'autre part l'accord entre le potentiel de TOMITA et les travaux de microspectrophotométrie. C'est là un maillon très important pour la compréhension des phénomènes visuels.

C H A P I T E II

- Animeaux utilisés
- Appareillage
- Protocole expérimental

MATERIEL D'ETUDE

Notre étude a porté sur trois animeaux appartenant aux genres suivants :

- ARMADILLIDIUM
- ARMADILLO
- PORCELLIO

Armadillo officinalis , Porcellio loewis , espèces appartenan -t , respectivement au deuxième et au troisième genre ont été déterminés grâce au concours de M. TELLAI - Dpt de Zoologie, (Faculté des Sciences).

Dans le genre ,Armadillidium ,il s'agit de l'espèce à forme volvationnelle primitive , ayant une faible tendance à se mettre en boule (24)- 26-

PORCELLIO Loewis .(Fig. IO)

Les plus grands specimens atteignent 20 mm. et sont de coul--eur voilacée . C'est une forme qui peuple à peu près tout el monde , mais elle semble être vraisemblablement d'origine maghrébine. (24)

Nous récoltons facilement cette espèce ,en pleine nature sous les pierres et dans les endroits humides à Alger.

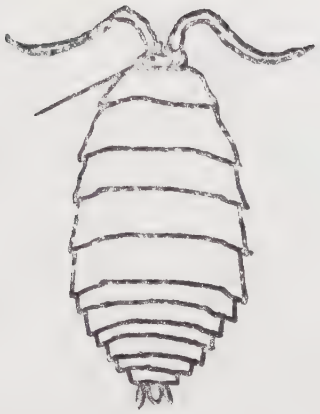
ARMADILLO officinalis (Fig. I2)

Cete espèce a la propriété de s'enrouler en une boule pratiquement hermétique au moindre contact. On l'a rencontre surtout dans les endroits secs et pierreux.

Il est à noter que cette espèce est très voisine de la suivante (suivante), etil est intéressant, comme on va le voir plus loin, de souligner les différences, qu'on a observées chez les ERG de cse deux animeaux.

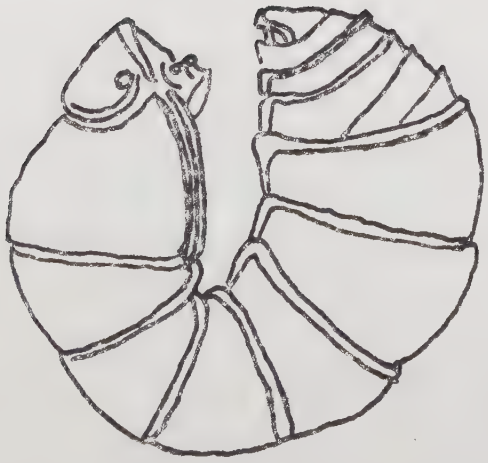
ARMADILLIDIUM (Fig. II)

La taille est d'environ I8- 20 mm. On le rencontre pratiqu-



10

11



12

Fig. IO - PORCELLIO Fig. II - ARMADILLIDIUM

Fig. I2 - ARMADILLO

-ement aux mêmes endroits qu' Armadillo , mais surtout dans les collines calcaires.

APPAREIL OCULAIRE

Contrairement aux Isopodes marins qui ont des yeux à facettes composés d'un grand nombre d' ommatidies - de 500 à 900 pour Ligia occidentalis et dont on a rappelé l' ERG dans le chapitre précédent — serrées les unes contre les autres , l'appareil oculaire des Isopodes terrestres subit une grande réduction.

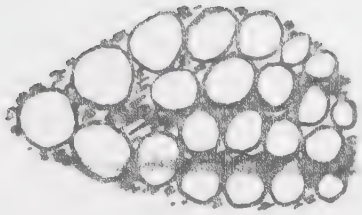
Le nombre d'ommatidies ,varie chez les espèces étudiées de IO à 22 . Nous en avons compté environ:

- IO pour Armadillidium
- I3 pour Armadillo.
- 22 pour Porcellio.

La figure I3 montre l'aspect externe d'un oeil de Porcellio grossi 92 fois (7) . On remarque la disposition des ommatidies suivant quatre rangées . La direction de l'axe optique est plus ou moins dirigée vers le haut .

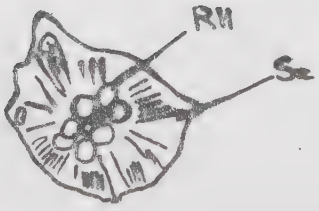
On retrouve la structure générale de l'oeil composé ,telle ue nous l'av ons décrite plus haut , c'est à dire essentiellement une cornée , un cristallin et des cellules rétiniennes.

D'autre part une étude de Microscopie électronique portant les yeux d'ONISCUS Asellus L. - un isopode terrestre voisin de ceux que nous avons étudiés etque malheureusement nous n'avons pu trouver en Algérie - montre une nette modification ,au cours du passage de l'état d'adaptation à la lumière àcelui de l'obs--curité (25)



x 31

Fig. I3-Porcellio - Oeil . Vue externe.



x 300

Fig. I4 Porcellio - Coupe de l'ommatidie au niveau du rhabdome.

(d'après DE LATTIN)

APPAREILLAGE

Il comprend essentiellement:

- une source lumineuse de stimulation
- deux électrodes
- un amplificateur à courant continu
- un système d'enregistrement.

SOURCE DE STIMULATION

La stimulation lumineuse est fournie soit par

- un flash électronique (microlampe à éclair électronique , ZEISS , 30 et 60 joules)
- soit par un arc au xenon (OSRAM , XBO I50 w)

Dans ce dernier cas nous utilisons en outre un condenseur, formé d'un systeme de lentilles,plan-concave et un miroir, donnant de la source une image se formant sur l'oeil de l'animal

LES ELECTRODES

L'électrode oculaire est un fil de platine qu'on peut amener en contact avec la surface de l'oeil de l'animal , grâce à un micromanipulateur.

La deuxième électrode est extra-oculaire. C'est une plaque d'acier de grande surface et de faible résistance enchassée dans un support de polyminil et jouant donc le rôle d'électrode indifférente.

Les deux électrodes sont reliées chacune à l'une des entrées de l'amplificateur.

L'AMPLIFICATEUR

C'est un amplificateur à courant continu ,de forte impédance

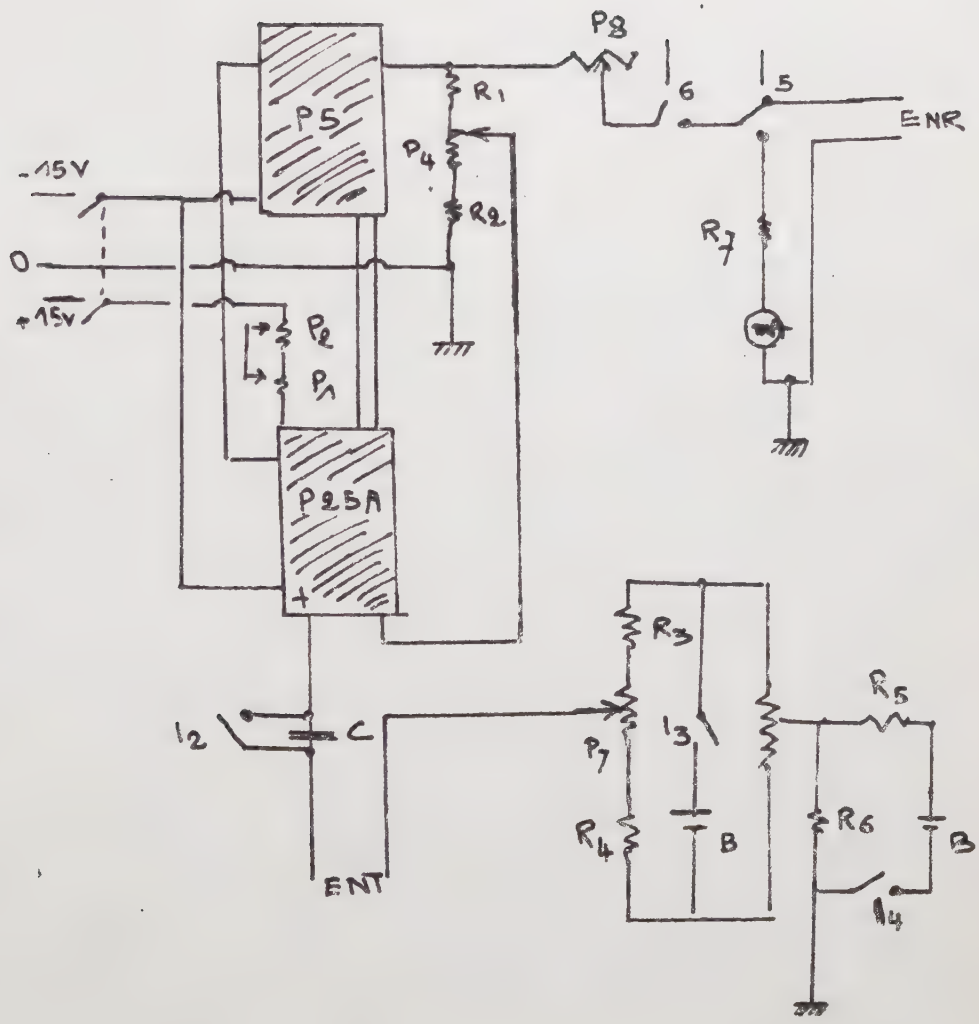


Fig. I5 — Amplificateur à courant continu
P25A: amplificateur intégré Philbrick P25A . P5 : booster intégré; ENT : entrée ENR : enregistrement. mA: milliamp-èremetre. $R_1P_4R_2$: circuit de contre- réaction. BR_5R_6 : circuit d'étalonnage donnant Imv. $BR_3R_4P_6P_7$: circuit de compensation des tensions continues de repos.

d'entrée conçu et réalisé par le Professeur P. CARRICABURU Les amplificateurs opérationnels de marque PHILBRICK , au nombre de deux constituent les éléments de base de cet appareil (V. schéma)

Il est alimenté par des piles de I,5 V mises en série pour avoir deux fois I5 V . Un interrupteur double permet la mise en circuit de l'ensemble.

LE SYSTEME D'ENREGISTREMENT

Après amplification ,les variations de potentiel recueillies, sont enregistrées grâce à un oscillographe à courant mobile type E 60I, de marque ACB L'enregistrement s'effectue sur un pape -ier photographique KODAK à noircissement direct et dont la vitesse de déroulement peut être choisie suivant le type de la manipulation . Le papier sur lequel se sont inscrits les spots es -t ensuite stabilisé à l'aide du stabilisateur KODAK PS 837.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Les cloportes étant fort répandus à Alger, jusque dans les jardins publics, il n'était pas nécessaire de les conserver assez lontemps dans le laboratoire . Le plus souvent nous util--isons les animeaux capturés le jour même.

L'animal est mis en place, sur la plaque-électrode d'acier déjà décrite. Dans le cas d'Armadillo - espèce se mettat facil--emnt en boule. - c'est la face dorsale qui repose sur la plaque d'acier. Dans les autres cas, c'est par leur face ventrale que le -s animeaux sont en contact avec l'électrode indifférente.

Une fois en place , nous les immobilisons à l'aide de rubans adhésifs . De cette manière, lesanimeaux sont tout à fait intacts et peuvent même servir , une fois llibérés, à d'autres expérinces s'il en était besoin.

Comme nous le verrons plus tard , l'amplitude des obtenus est - dans le cas de l'ERG en réponse à un éclairement de longue durée - assez réduite , et nous avons cherché à améliorer les enregistrements , en raclant légèrement la surface de l'oeil à l'aide d'une microlame .

A l'aide d'une mince couche de pommade conductrice pour ECG nous améliorons le contact entre l'animal et les deux électrodes.

Une fois ces opérations terminées , nous introduisons la préparation dans une chambre noire. A l'intérieur de celle-ci se trouve un micromanipulateur qui permet d'amener l'électrode avec l'oeil de l'animal.

Cete manipulation est suivie grâce à un microscope à dissectio -n .Toujours dans la chambre noire ,elle-même située dans une cage de Faraday reliée à la terre , on a une cellule photo--électrique connectée à l'enregistreur et permettant la détecté

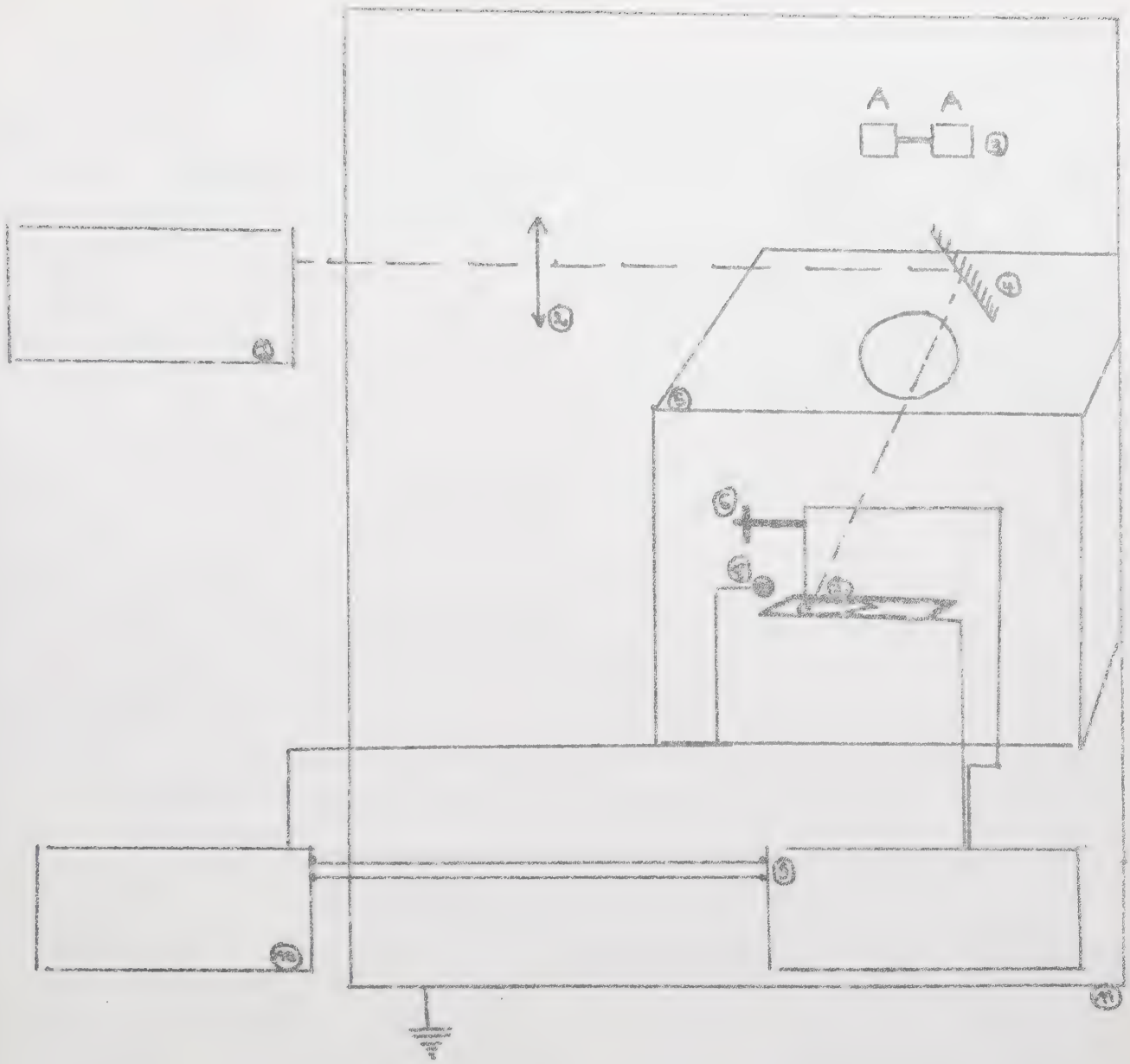


Fig. I6 - Montage expérimental: 1 -Source lumineuse 2- Condenseur
3 - Binoculaire 4- Miroir 5 - Chambre noire 6 -Micromanipul
7 - Animal 8 - Cellule photoelectrique 9 - Amplificateur
I0 -Enregistreur II - Cage de Faraday reliée à la terre.

-ion de la stimulation lumineuse et sa durée (Fig. I6)

Pour les trois animeaux , nous avons suivi le même plan d'étude , c'est à dire:

- l'ERG obtenu à l'aide d'un flash
- l'ERG en réponse à un stimulus de longue durée
- l'ERG suivant l'état d'adaptation à la lumière puis à l'obscurité.
- les modifications de l'ERG ,au cours de l'anesthesie et pendant l'intoxication par de la picrotoxine

Dans certains cas, au cours de l'action de ces deux drogues, nous avons étudié les modifications des deux types d'ERG: en réponse à un stimulus blanc ,bref ,et en réponse à un stimulus de longue durée.

En outre chez Porcellio , nous avons enregistré des ERG obtenus en fonction de la longueur d'onde de la stimulation lumineuse.

C H A P I T R E III

RESULTATS

ETUDE DE L'ELECTRORETINOGRAMME D'ARMADILLIDIUM

ERG EN REPONSE A UN UN STIMULUS BLANC ,BREF ET ISOLE

La réponse électrorétinographique obtenue lorsque l'oeil est illuminé par un éclair blanc bref et isolé ,d'une durée égale à 0,5ms et et d'une énergie de 60 joules, est représentée par la figure I7;

Elle est diphasique et commence très rapidement , par une on--de positive ,et rapide, immédiatement suivie par une onde négative. Le tracé ensuitedescend rapidement ,au début de son parcours puis rejoint progressivement la ligne de base.

L'amplitude de cette onde positive est légèrement supérieure à un demi-volt et fait pratiquement le triple de celle de l'on--de négative.

La figure I7 représente l'ERG d'un oeil adapté à la lumière En adaptant celui-ci à l'obscurité , on obtient un ERG légèrement plus ample ,mais identique au point de vue morpho--logie.

ERG en fonction de l'intensité de ce stimulus

Nous gardons le même dispositif de stimulation lumineuse c'est à dire le flash électronique . A l'aide d'un diaphragme nous faisons varier l'intensité.

Nous obtenons d'importantes variations de l'ERG suivant les ouvertures du diaphragme ,choisies.

SE résumant à une seule onde positive , correspondant à une illumination de faible énergie , l'ERG va prendre la morphologie que nous avons décrite précédemment et sa amplitude va augment--ant avec l'intensité de l'éclair . (Fig. I8). Cependant l'amplitude ne semble pas augmenter d'une façon linéaire avec l'eclairement .

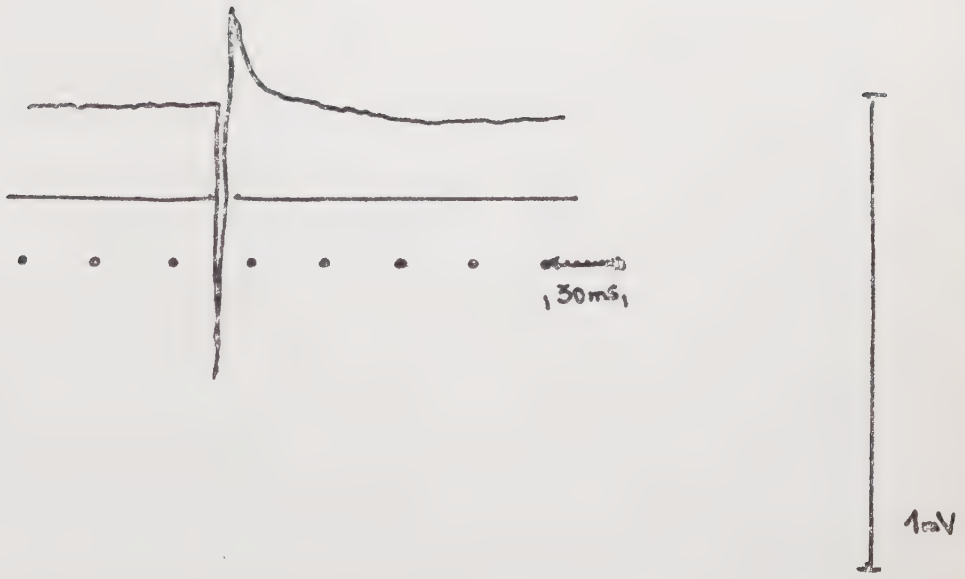


Fig. I7 . ARMADILLIDIUM - ERG en réponse à un stimulu
-nc,bref et isolé.
Dans toute la suite de nos figures, nous av
de haut en bas :

- ERG
- éclairement (le trait no

représente l'obscurité)

- base des temps.

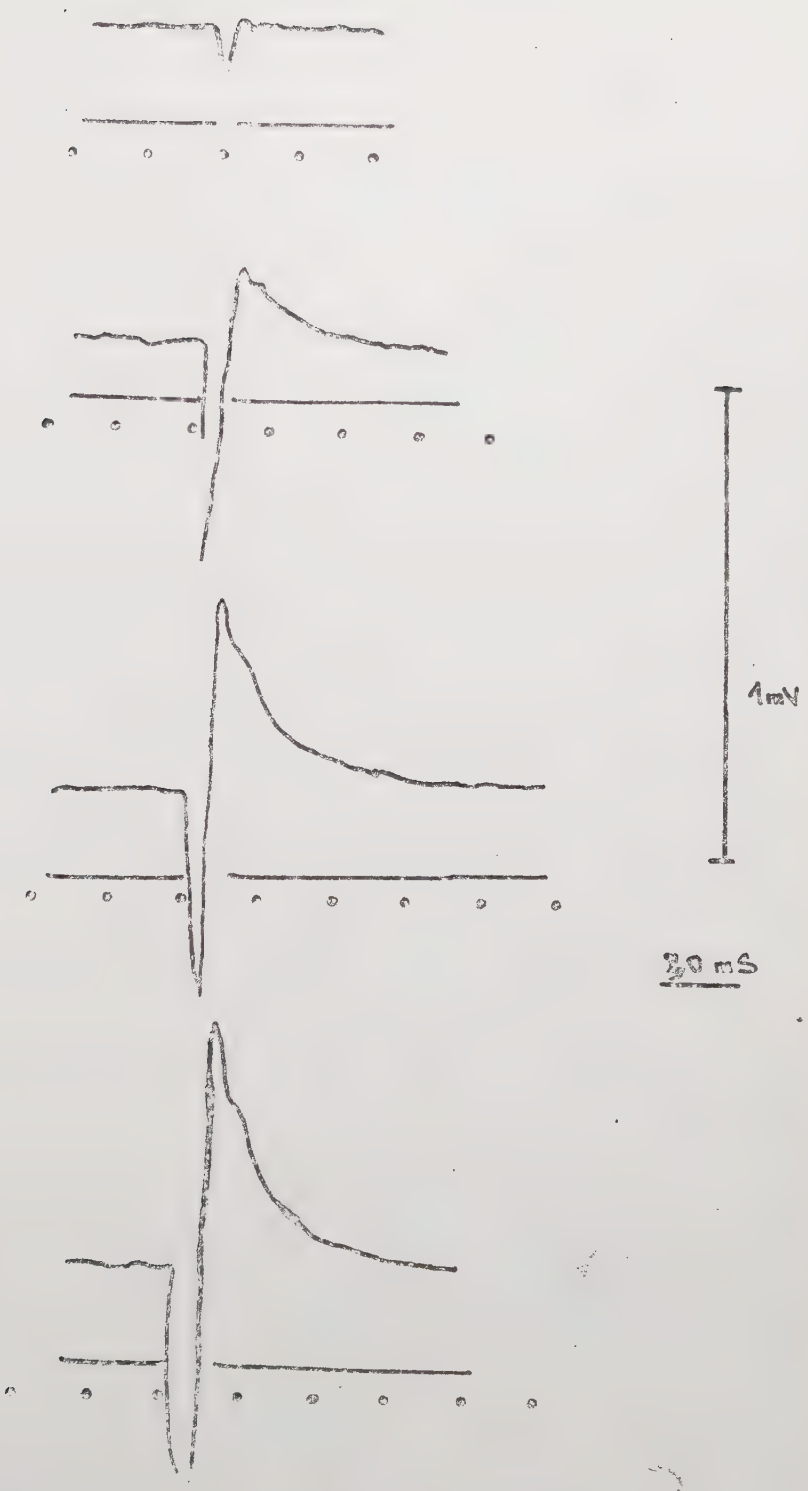


Fig. ARMADILLIDIUM - ERG en fonction de l'intensité de la stimulation.

*- La grande rapidité de l'enregistrement ne permet pas une bonne impression du papier photogrphique et l'onde positive est ç déssinée. -

ERG EN REPONSE A UN STIMULUS DE LONGUE DUREE.

Cette durée est de l'ordre de 5 secondes . On l'obtient en interrompant le faisceau lumineux ,issu de l'arc au xénon; à l'aide d'un objet opaque (carton ou plaque métallique) . La cellule photoélectrique , d'autre part ,placée près de l'animal permet d'enregistrer les durées de l'éclairement de l'oeil.

Le stimulus de longue durée est important en ce sens qu'il naturel que le flash ,et permet d'autre part la séparation des deux ondes "on" et "off".

Oeil adapté à la lumière.

La figure I9- A_4 montre l'ERG obtenu dans ces conditons. L'établissement de l'éclairement est marqué par une onde posi--tive ,ou " on-effect". Celui-ci est donc monophasique. Nous y reviendrons à propos de l'autre espèce que nous avons étudiée. Ensuite le tracé revient à la ligne de base et s'y maintient pendant tout le temps que dure l'éclairement.

La cessation de l'illumination se manifeste par une onde négative, c'est l' "off-effect " .Notons l'amplitude très faible de ces accidents(obtenus d'ailleurs comme nous l'avons signalé, en ajoutant au montage un puissant condenseur - montage, sans condensateur-, avec lequel pourtant nous avons obtenu des ERG de grande amplitude pour d'autres animeaux ,Fig 5&6 .)

Oeil adapté à l'obscurité

Nous remarquons en examinant la figure I9 B,que l'onde "off" apparâit dès le premier ERG de la série B, c'est à dire lorsque l'animal est adapté pendant dix minutes à l'obscurité; alors

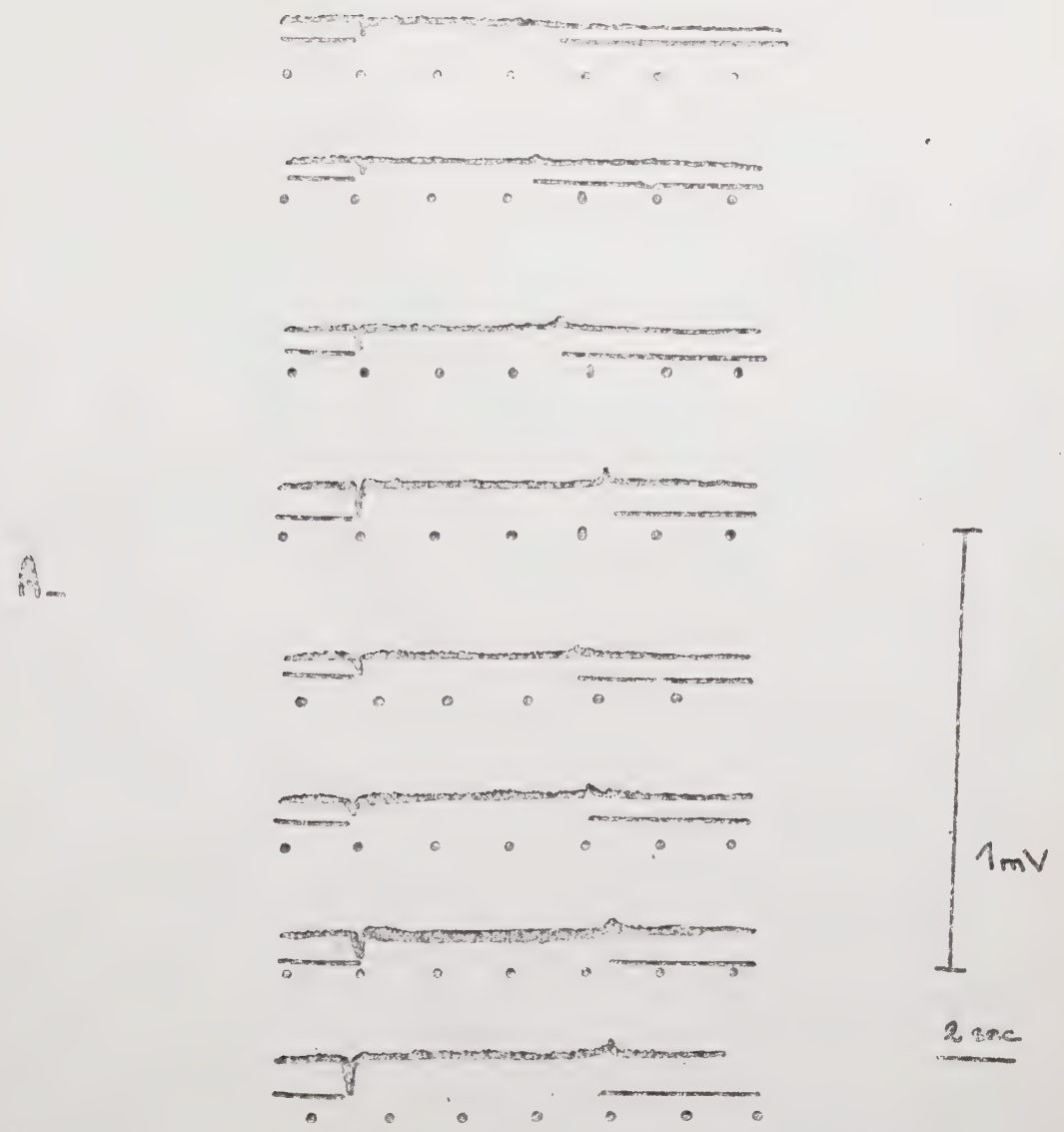


Fig. 19 . ARMADILLIDIUM - ERG en réponse à un éclairement long.
A. Animal adapté à la lumière.
B. Animal adapté à l'obscurité.

qu'elle est absente dans le premier enregistrement de la série A.

ERG en fonction de l'intensité de stimulation

Il s'agit de la stimulation de longue durée. Là aussi , à l'aide d'un diaphragme, on fait varier le flux lumineux de stimu--lation, approximativement dans le rapport de I à 80 , à 450, à 2 000 , à 8 000 , à I8 000 .

Dans les deux cas, d'adaptation à l'obscurité et à la lumièr -e , les deux premières intensités sont sous-liminaires. Ensuite nous obtenons successivement ,l'apparition de l'on-effect, puis de l'off-effect ,enfin l'augmentationdes deux.

ACTION DES AGENTS PHARMACOLOGIQUES SUR L'ERG

L'ERG est un phénomène global ,et un moyen de le décomposer est d'étudier ses modifications sous l'action de diverses drogues

MODIFICATIONS DE L'ERG AU COURS DE L'ANESTHESIE

Il suffit pour cela , de placer à coté de l'animal un coton imbibé d'éther ,dans la chambre noire.

ERG en reponse à un éclairement long

Nous obtenons une réponse caractéristique (Fig. 2II) . A l'onde positive initiale , fait suite un plateau négatif,qui prend l'allure d'une onde très lente au fur et à mesure de l'anesthésie. Les deux ondes "on" et "off" diminuent , puis cette dernière disparait et ,ne persiste que l'onde "on".

Notons que lorsqu'il nous arrive d'opérer très vite, le premier stade est caractérisé par un effet inverse : il ya apparition d'un plateau positif (Fig. 2I)

ERG en reponse à un stimulus bref

La figure 22 , illustre les modifications de l'ERG lorsque nous utilisons un stimulus bref.

L'effet est net. Il y'a diminution des deux ondes positive et négative , puis seule persiste l'onde positive. Après cele-ci le tracé demeure assez lontemps au dessus de la ligne de base.

ACTION DE LA PICROTOXINE

A l'aide d'une seringue , nous avons injecté à l'animal une certaine quantité d'une solution aqueuse à 0, I0g/litre.

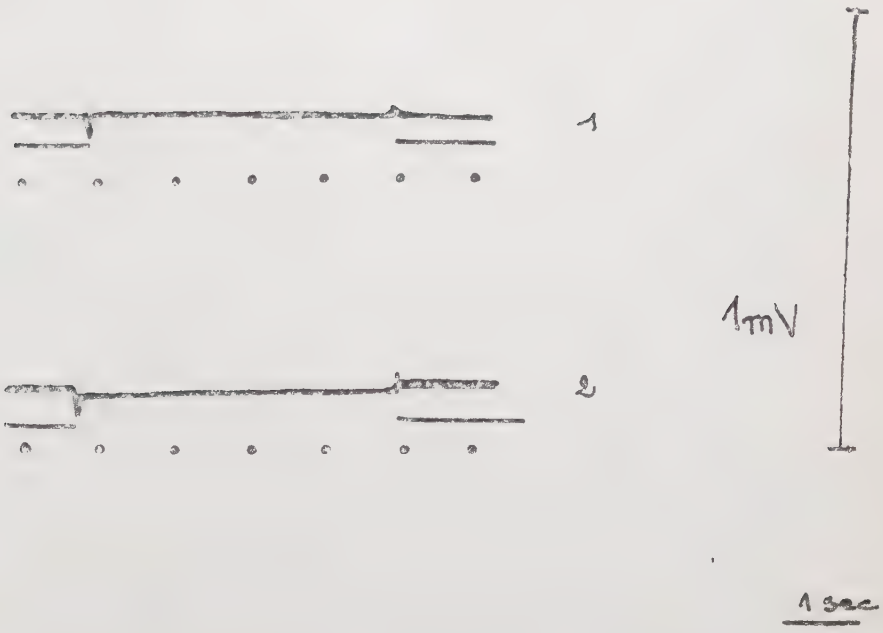


Fig. 20 . ARMADILLIDIUM- Action del'éther.
1. - Avant
2. - 3 mn après.

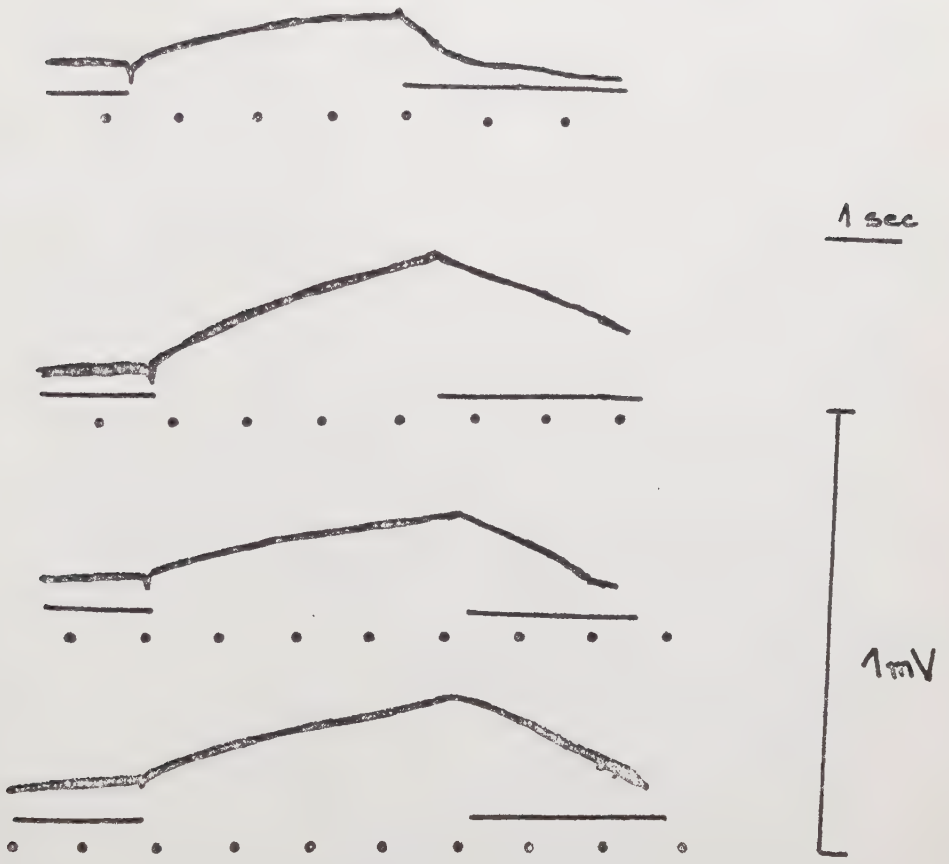


Fig. 2I. ARMADILLIDIUM - Action de l'éther.

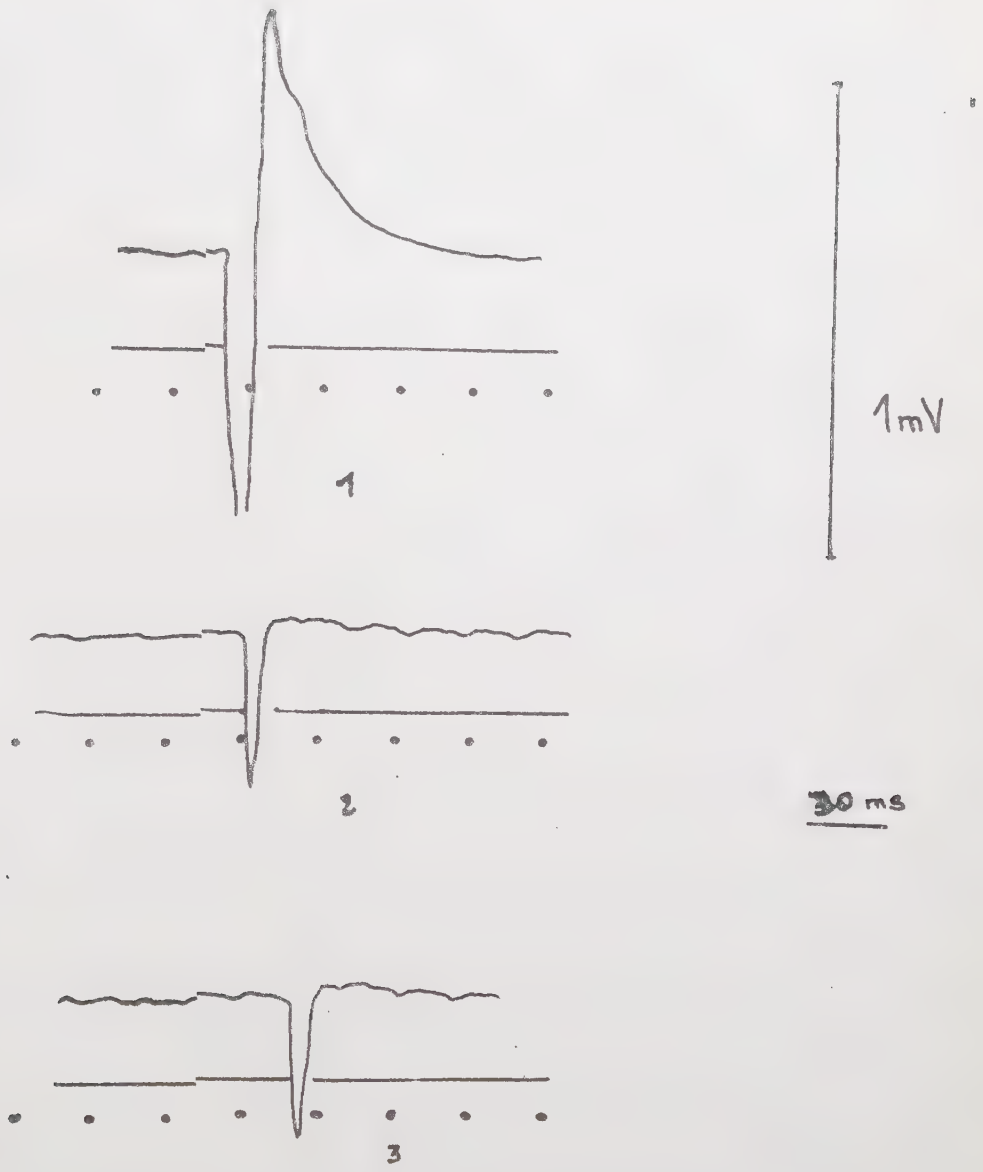


Fig. 22 . ARMADILLIDIUM- Action de l'éther.
1.- Avant anesthésie.
2.- 5 mn après.
3.- 7 mn après.

La première manifestation que nous avons observée est tout à fait comparable à celle de l'éther . Une onde très lente succede à l'onde positive et ,comme au cours de l'anesthésie ,seule cette onde persiste,finalement, mais très diminuée.(Fig23)

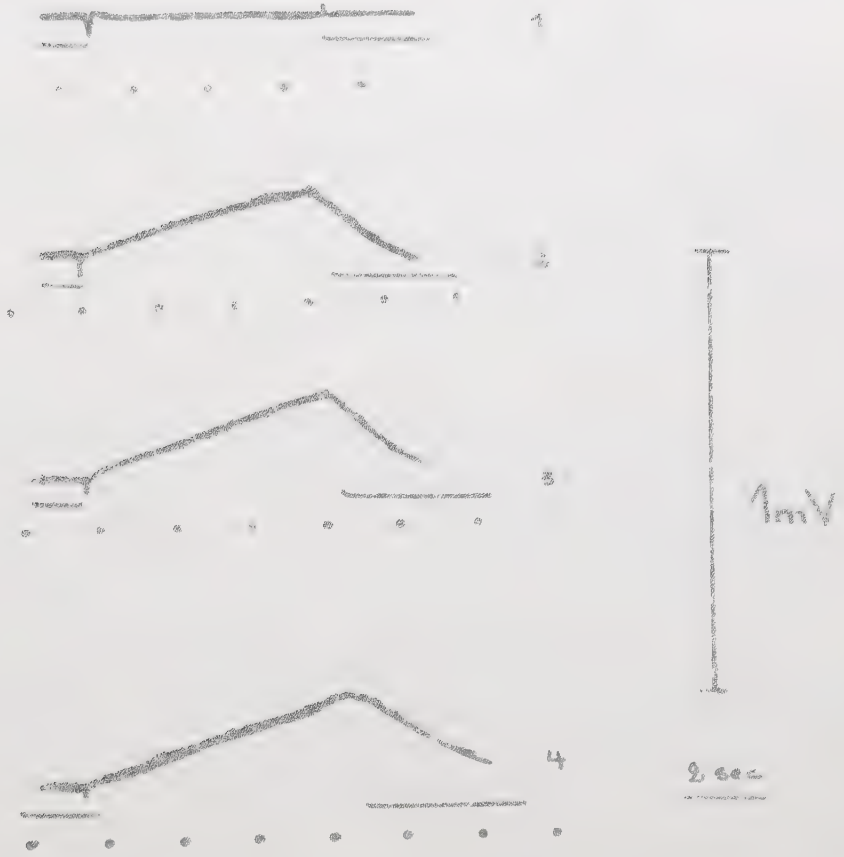


Fig.23 . ARMADILLIDIUM - Action de la picrotoxine
1. -avant
2. -10 mn après.

ETUDE DE L'ERG D'ARMADILLO

Nous rappelons que dans ce cas ,l'enregistrement a été effectué alors que l'animal est en boule pratiquement hermétique

ERG EN REPOSE A UN STIMULUS BREF ET ISOLE

La morphologie des réponses obtenues est semblable à ce que nous avons observé chez Armadillidium. Se repporter pour cela à des enregistrements qui ont été effectués à des vitesses de déroulement du papier photograraphique , identiques.

A des vitesses d'enregistrement convenables , l'onde négative prend l'allure d'une onde dédoublée.(Fig. 24)

ERG en fonction de l'intensité de ce stimulus

Les modifications de l'ERg et notamment ,celles de l'onde négative, en fonction de l'intensité du stimulus sont bien visibles sur la figure 26 . Inexistante au début ,cette onde augmenter d'amplitude et se dédoubler.

On voit sur le deuxième ERG de cette série , le tracé dans son ensemble et l'on peut comparer l'amplitude des deux ondes positive et négative.

ERG EN REPONSE A UN STIMULUS DE LONGUE DUREE

C'est la seule espèce du groupe étudié ,chez laquelle , nous avons trouvé un "on-effect" diphasique.

A l'établissement de la lumière nous notons une onde positi--ve ,immédiatement suivie par une onde négative de plus faible amplitude . Pendant toute la durée du stimulus ,le tracé revient strictement à la ligne de base . La fin de l'eclairement est marquée par une onde négative. (Fig. 27)

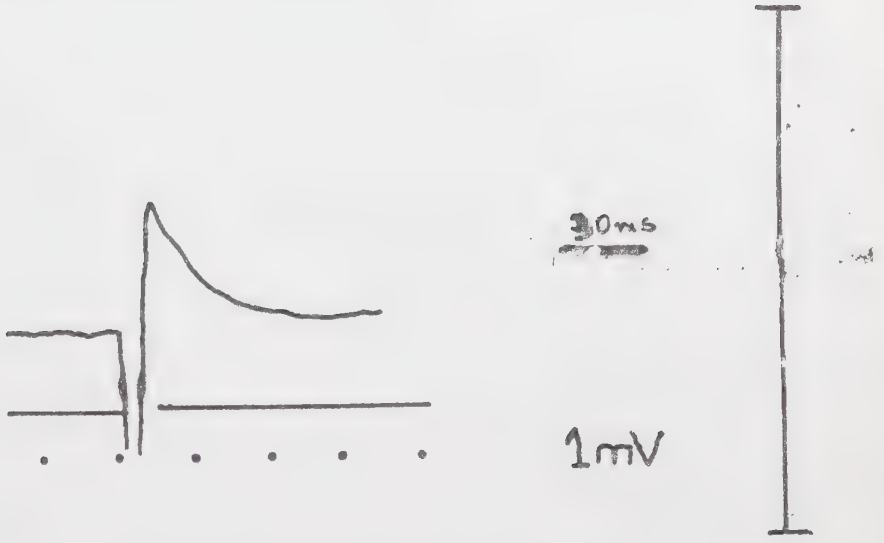


Fig. 24 ARMADILLO- ERG en réponse à un stimulus bref.
Animal adapté à la lumière.

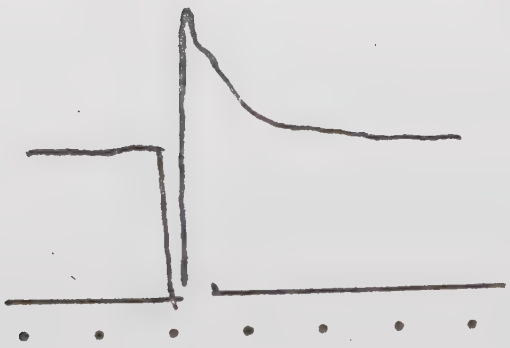


Fig. 25 ARMADILLO - Mêmes conditions que fig. 24
Animal adapté à l'obscurité.

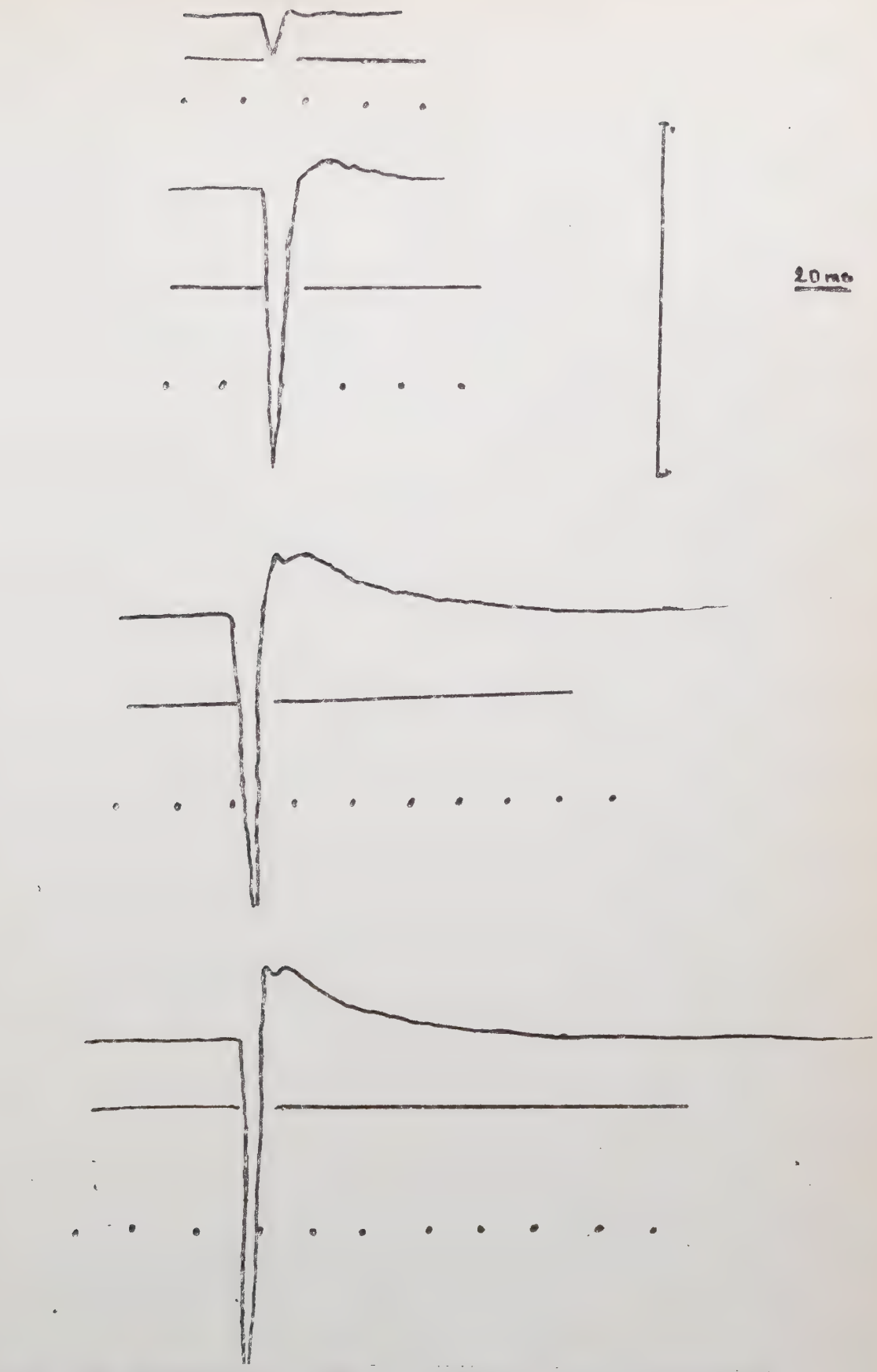


Fig. 26 ARMADILLO - ERG en fonction de l'intensité .

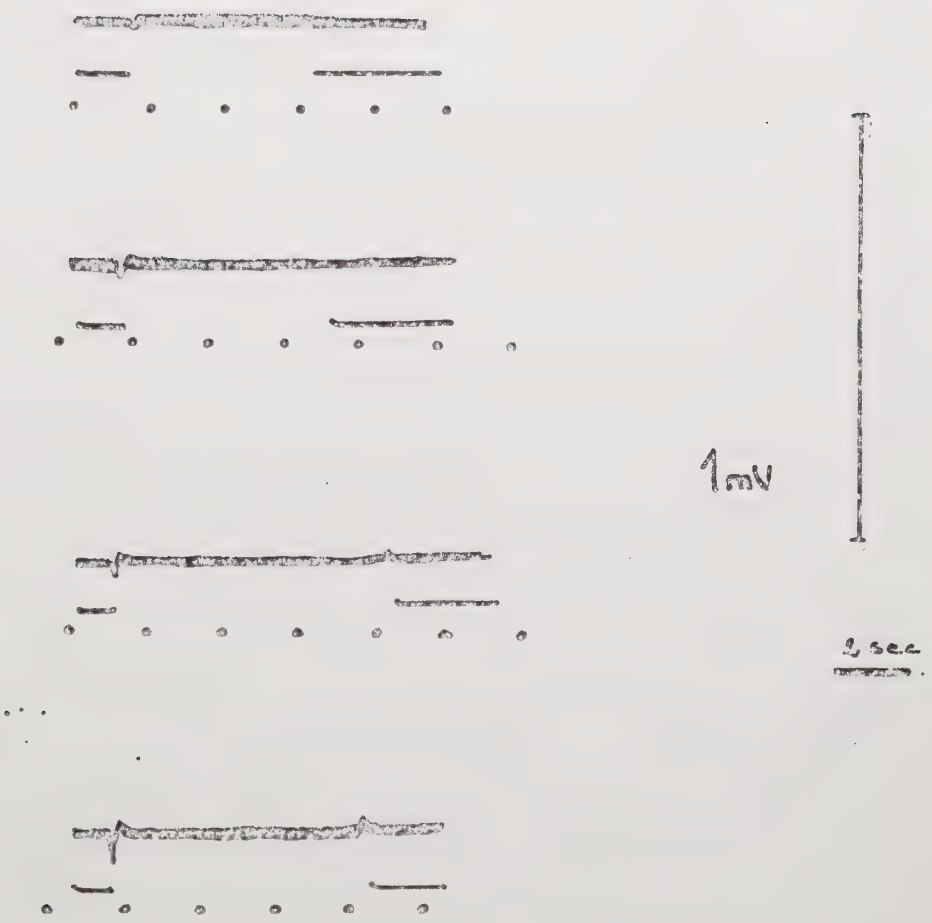
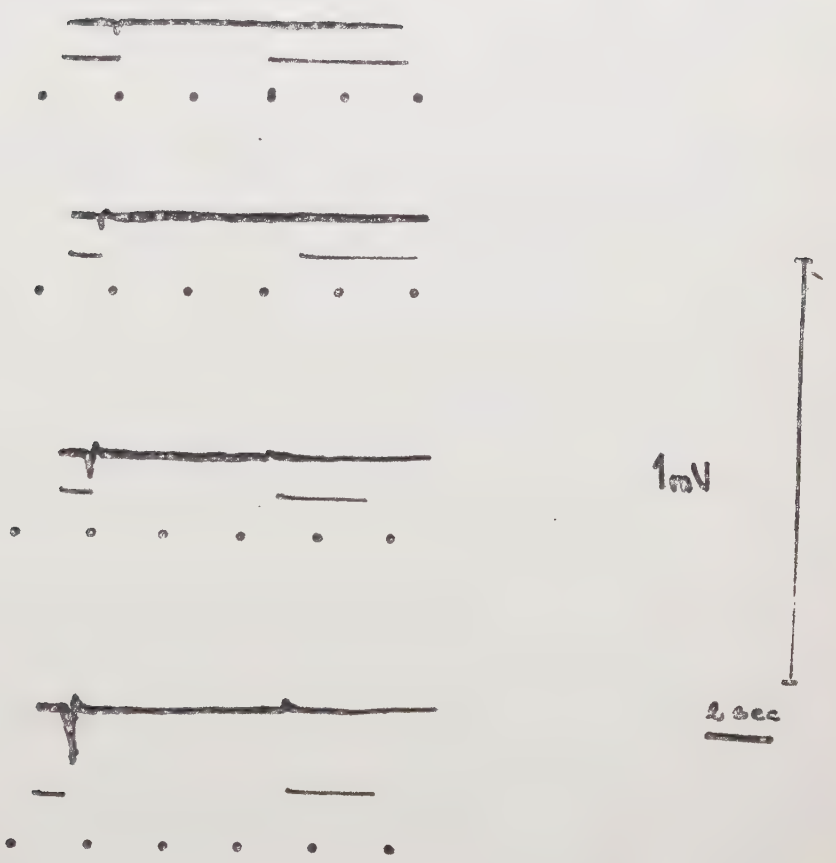


Fig. 27-ARMADILLO - ERG en réponse à un éclairement de longue durée . Animal adapté à la lumière.



ig. 28 ARMADILLO - ERG en réponse à un éclairement
long - Animal adapté à l'obscurité.

Nous retrouvons ici ,ce qui a été décrit par P. RUCK et T. JAHN chez Ligia occidentalis.

ERG en fonction de l'intensité de ce stimulus

Comme pour Armadillidium ,les deux premières des six stimulations choisies par ordre d'intensité croissante,ne provo- - quent aucune réponse de l'oeil ,que l'animal soit adapté à la lumière (Fig. 27) ou à l'obscurité (Fig. 28)

Nous remarquons toutefois que l'onde off n'apparait ici que dans les deux ERG ,même lorsque l'animal est adapté à l'obsc- -urité.

EFFETS DE L'ETHER ET DE LA PICROTOXINE SUR L'ERG

ACTION DE L'ETHER

Au cours de l'éclairement long.

Cette action est remarquable. Nous assistons successivement à une diminution de tous les accidents, puis 3 mn après à la disparition de la première négativité (de l'on-effect) . Au bout de 20 mn , il ne reste plus dans le tracé que l'accident positif de l'on-effect. A ce moment il y'a apparition d'un plateau positif qui va durer assez lontemps.

Lorsqu'on continue de faire des enregistrements au delà de 2 heures - tout en renouvelant l'imbibition du coton par l'éther - , le plateau positif disparait et le tracé revient à la ligne de base après l'onde positive.(Fig. 29)

A aucun moment nous observé le plateau négatif qu'on a décrit chez Armadillidium.

Au cours de la stimulation brève

Nous analyserons seulement les modifications de l'onde négativ -ve .

Rapidement le deuxième accident de cette onde diminue , jus--qu'à presque disparaitre.

Au bout de 40 mn , c'est au tour du premier accident de disp--araitre, ou plutôt de baisser de hauteur. (Fig. 30)

Aun certain moment , nous retrouvons le même aspect qu'avant l'anesthésie.

Une heure après - nous continuons toujours d'imbiber le coton d'éther - les effets sont inversés , c'est à dire que le deuxième accident est plus ample que le premier

Nous n'avons pas obtenu , l'action importante de l'éther sur l'onde négative qu'on a observée chez Armadillidium.

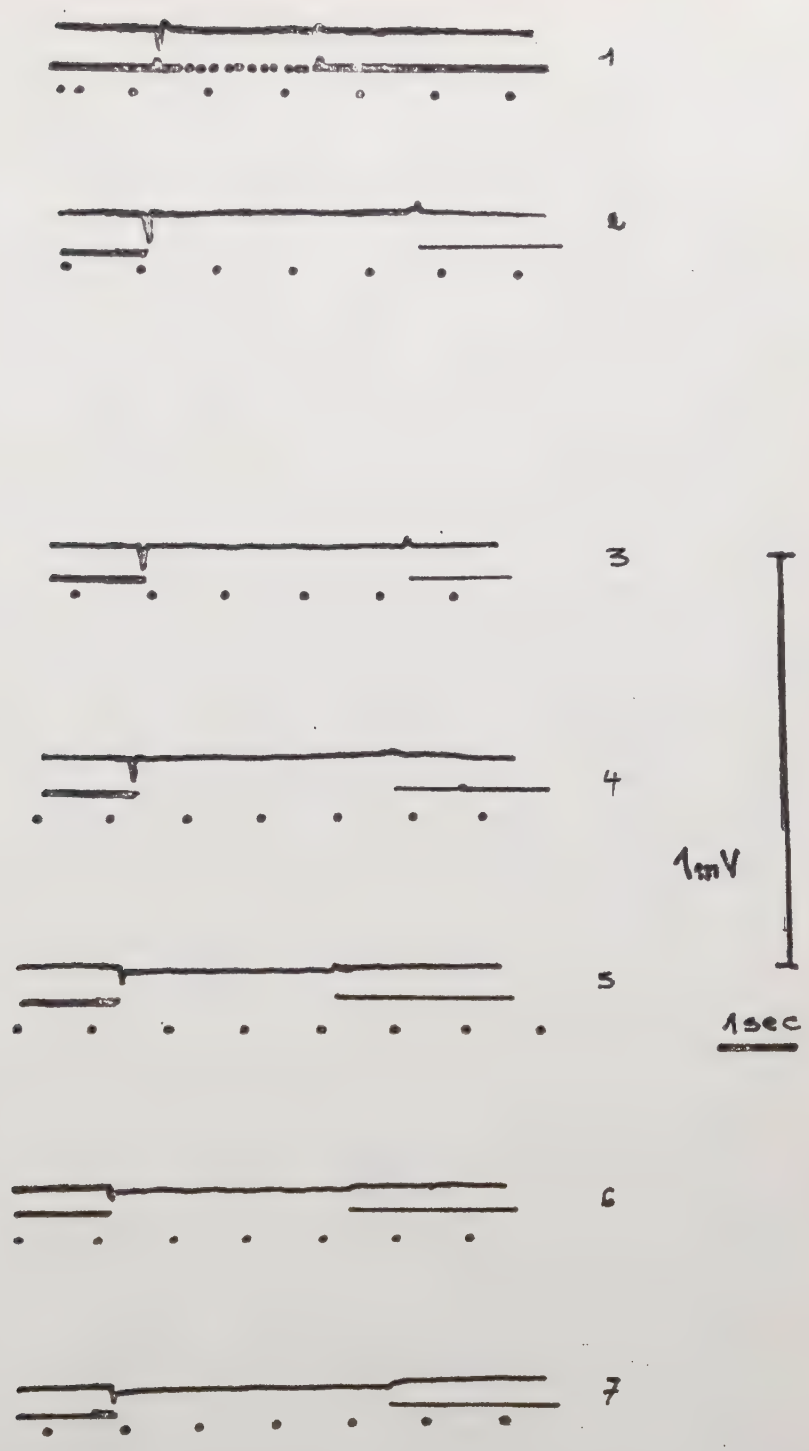


Fig.29 ARMADILLO- Action de l'éther.

1. - Avant 2. - 3 mn après 3. - 5 mn après 4.
5 .- 20 " " 6. - 25 " " 7.

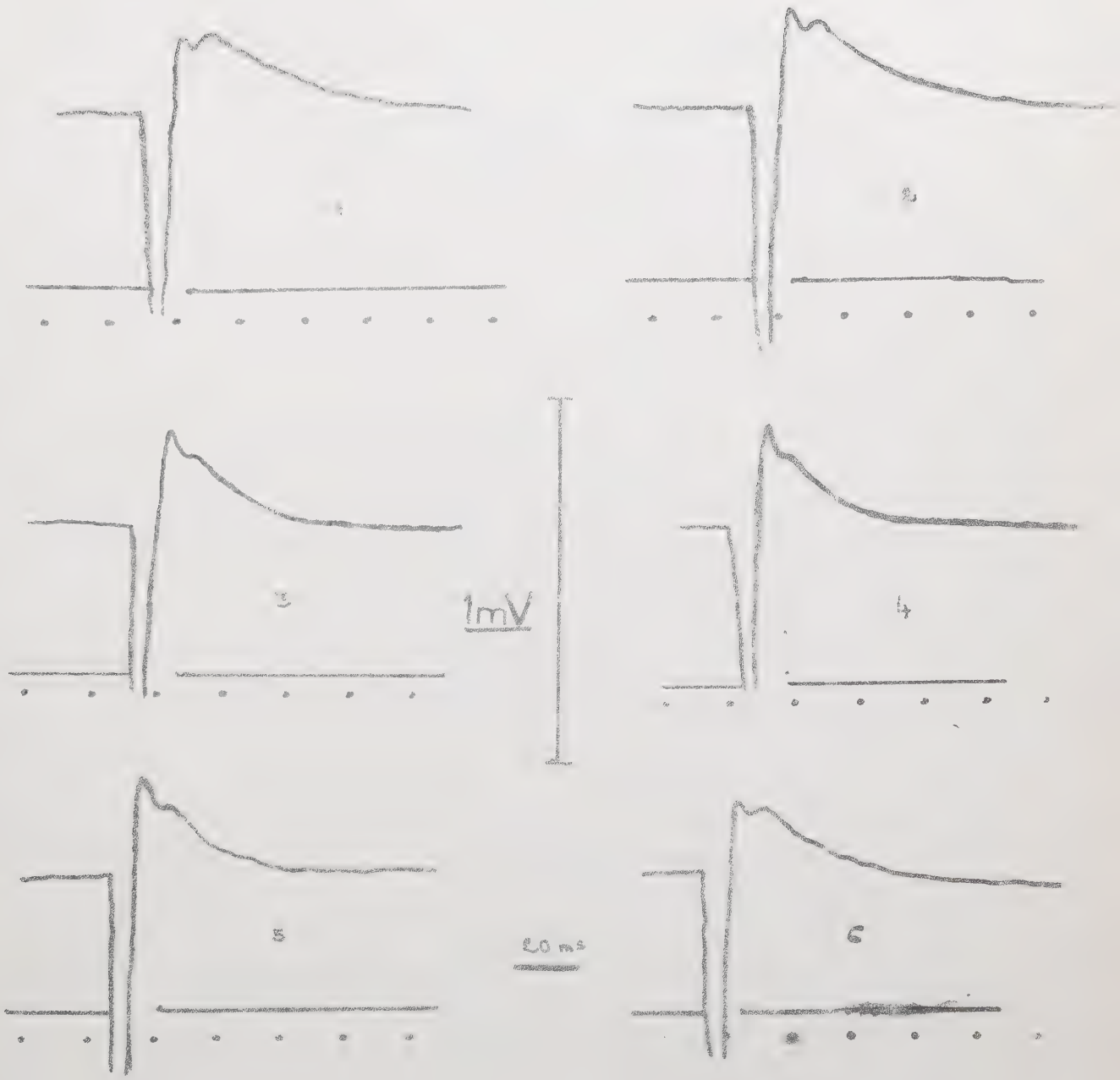


Fig. 30 ARMADILLO - Action de l'anesthésie.
1. avant ; 2-3-4-5-6 : respectivement, 5, 15, 20, 35 et 40 mn après.

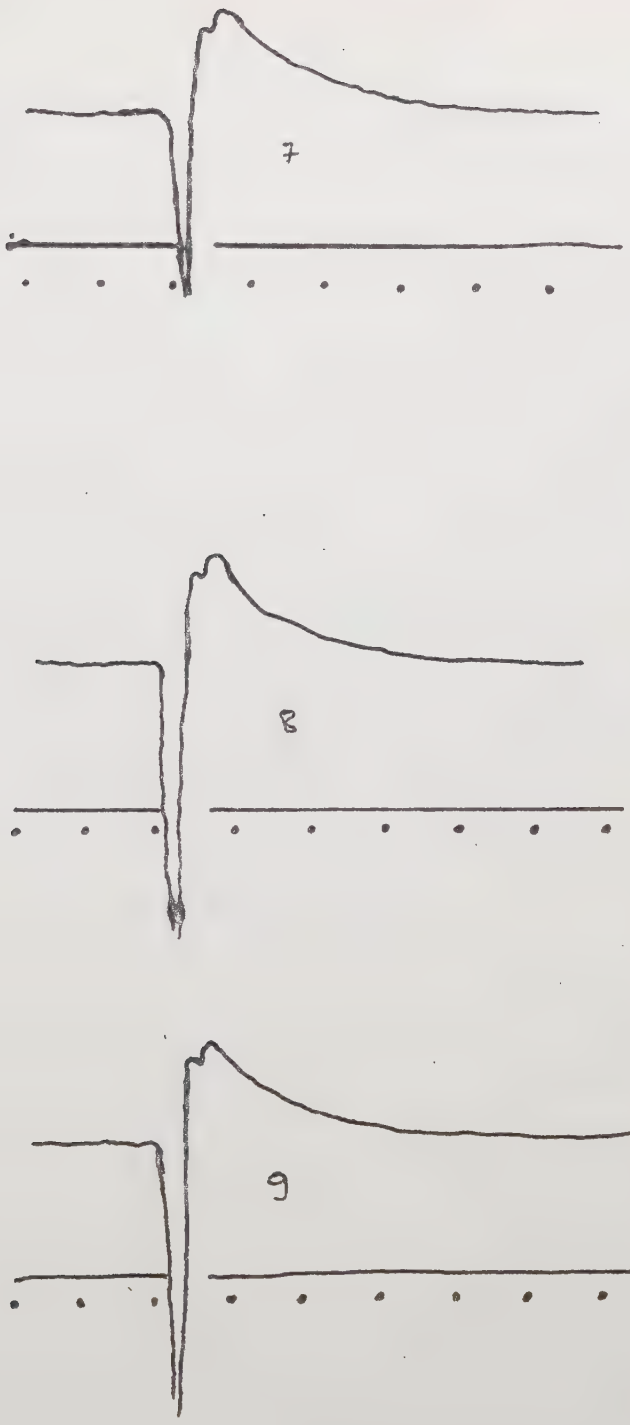


Fig. 3I ARMADILLO - Action de l'éther (suite)

7. -50 mn après
8. -I00 " "
9. - I30 " "

ACTION DE LA PICROTOXINE

Au cours de l'éclairement long

Là aussi la première manifestation que nous avons observée est la diminution des divers accidents

Dès le premier enregistrement , la négativité de l'on-effect disparait .Nous n'avons pas enregistré d'augmentation de l'ampl--itude. Il fauf dire qu'il s'écoule au moins 5 minutes, entre l'injection de la picrotoxine et la mise en place de l'animal dans la chambre noire ,pour l'enregistrement. Finalement seule persiste l'onde positive très diminuée. (Fig. 32)

Au cours de l'éclairement bref

Les deux ondes diminuent simultanément d'amplitude. Au bout de 40 mn ,l'onde négative est très réduite mais elle ne disparait jamais. (Fig. 33)

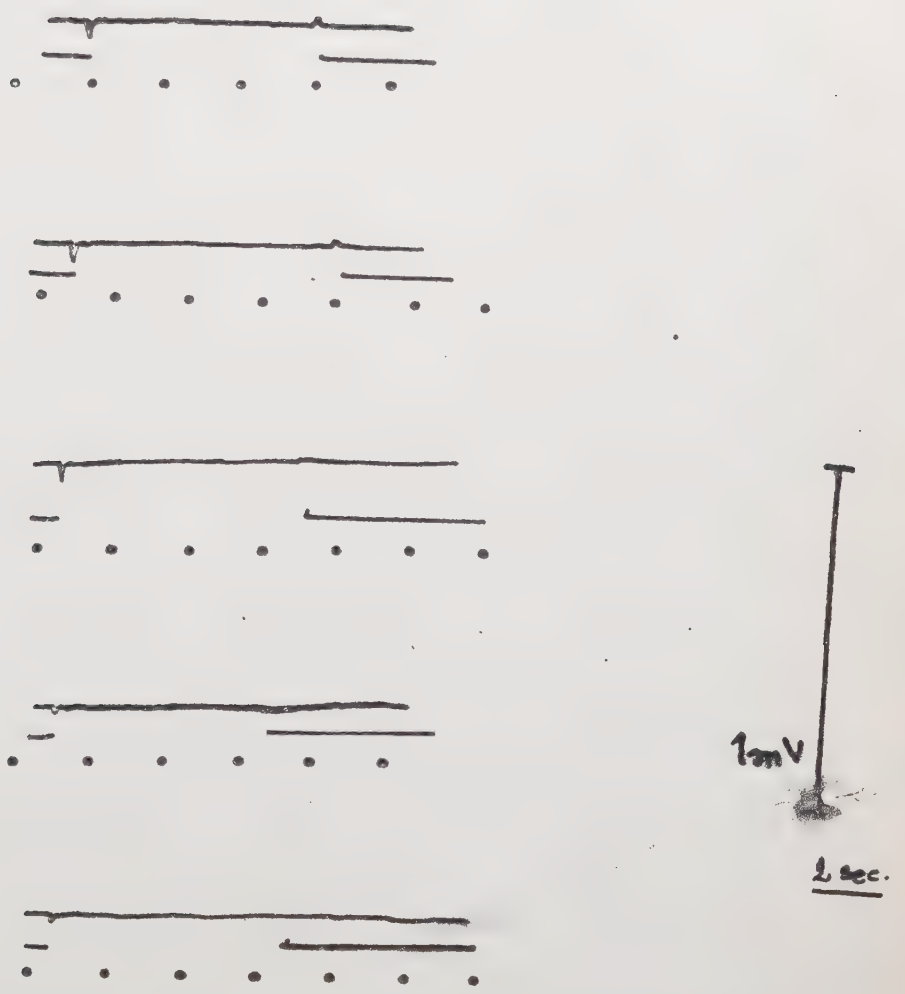


Fig. 32 - ARMADILLO -Action de la picrotoxine .

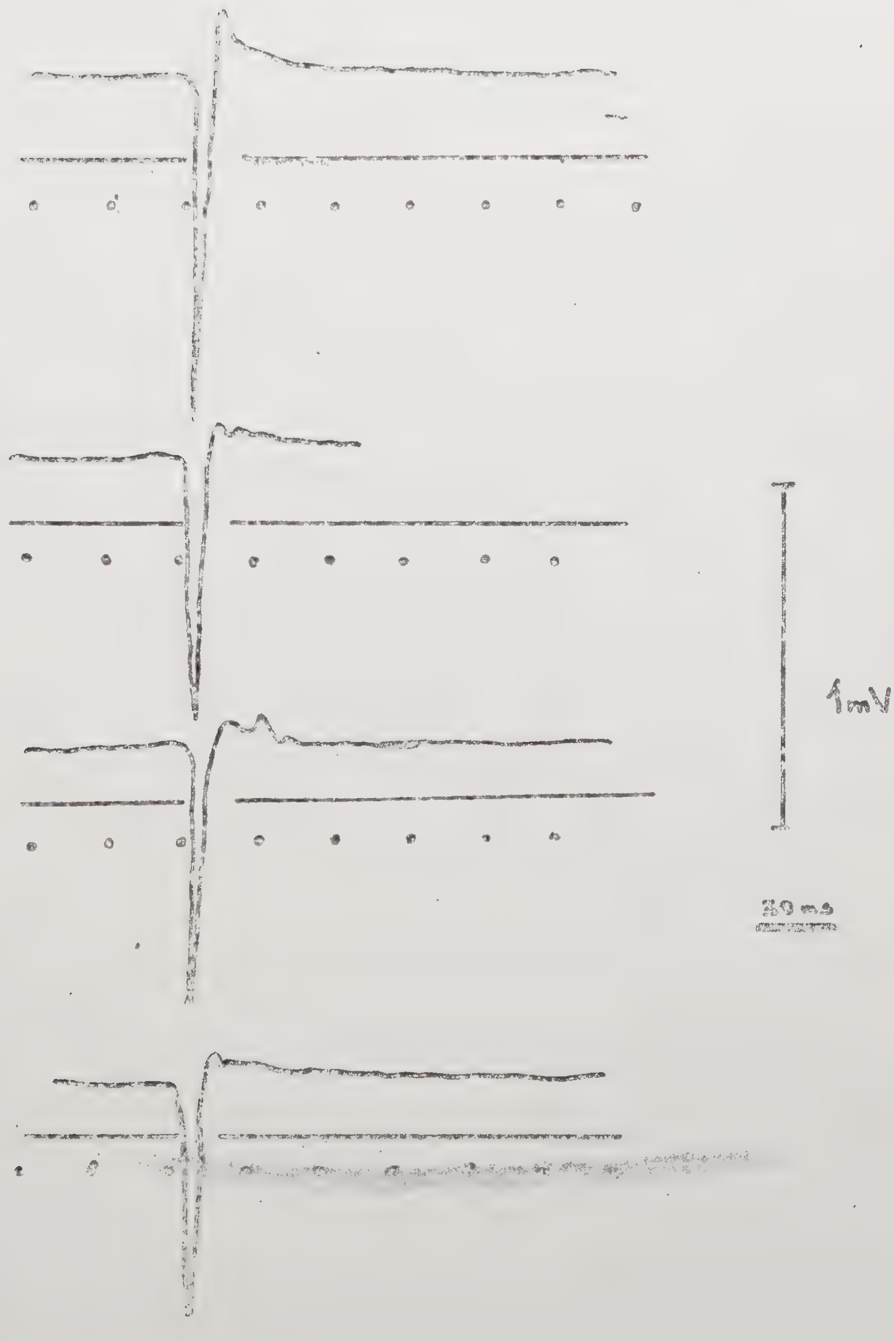


Fig. 33 ARMADILLO - Action de la picrotoxine.

ETUDE DE L'ERG DE PORCELLIO

REPONSE ELECTRORETINOGRAPHIQUE A UN STIMULUS BREF ET ISOLE

Nous obtenons pour ce type de stimulus ,les mêmes ERG diphasiques que ceux des deux autres espèces . (Fig. 34)

Mêmes conclusions en ce qui concerne l'adaptation à la lumière puis à l'obscurité.

ERG en fonction de l'intensité

l'onde négative est toujours absente du premier enregistrement (Fig. 34)

ERG EN REPONSE A UN ECLAIREMENT LONG

Dès le premier enregistrement ,on voit l'ERG de cette espèce est différent . Nous retrouvons l'onde positive puis l'onde négative correspondant respectivement à l'établissement puis à la cessation du stimulus ; mais pendant toute la durée de l'éclairement, se developpe une onde négative très lente.

Notons aussi que l'amplitude des accidents "on" et "off" semble plus élevée que pour les deux autres animeaux. (Fig.35)

ERG en fonction de l'intensité du stimulus

Comme pour Armadillidium et Armadillo , les deux premières des six intensités choisies sont sous-liminaires. (Fig. 35)

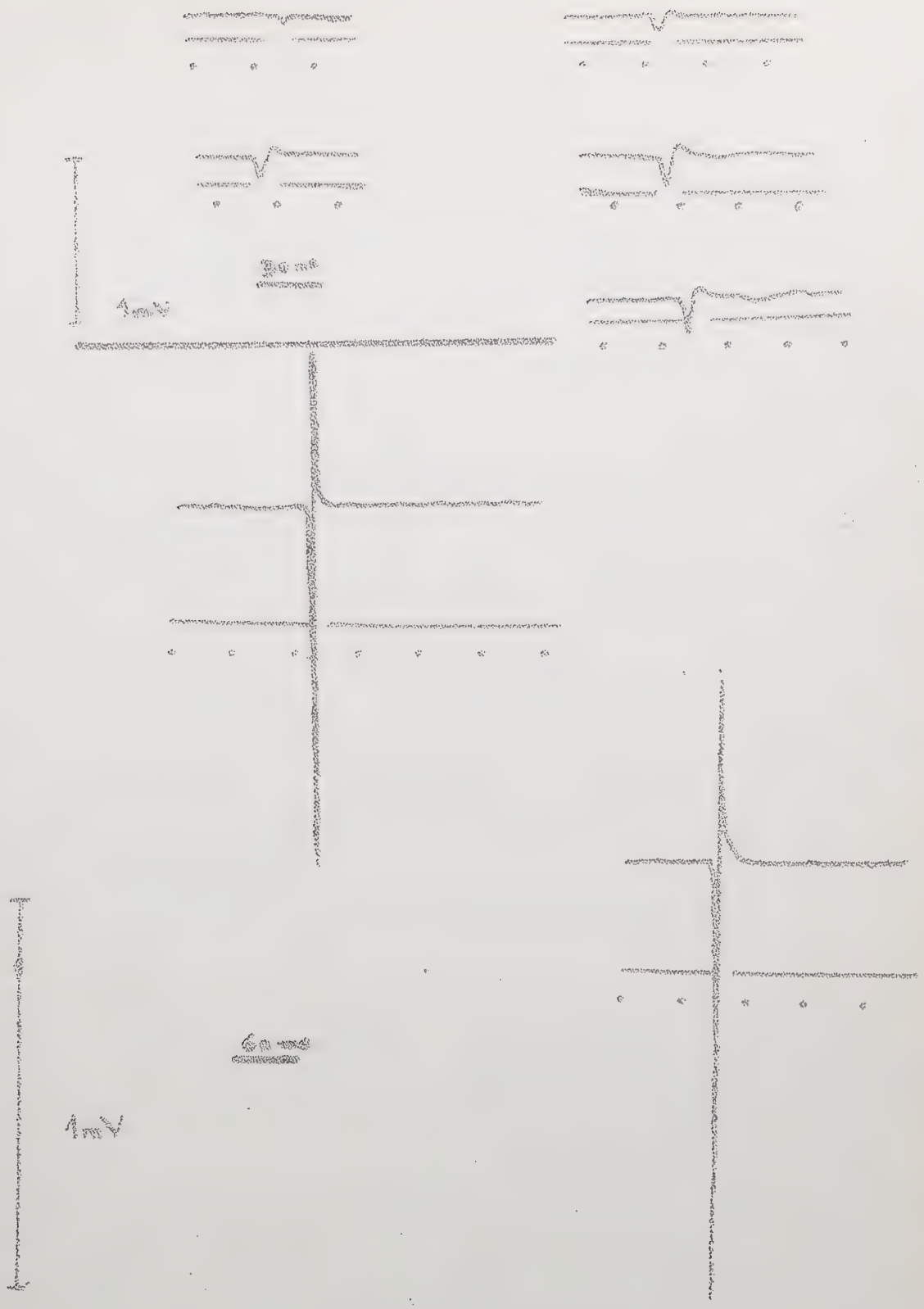


Fig. 34 . PORCELLIO- ERG en fonction de l'intensité du stimulus

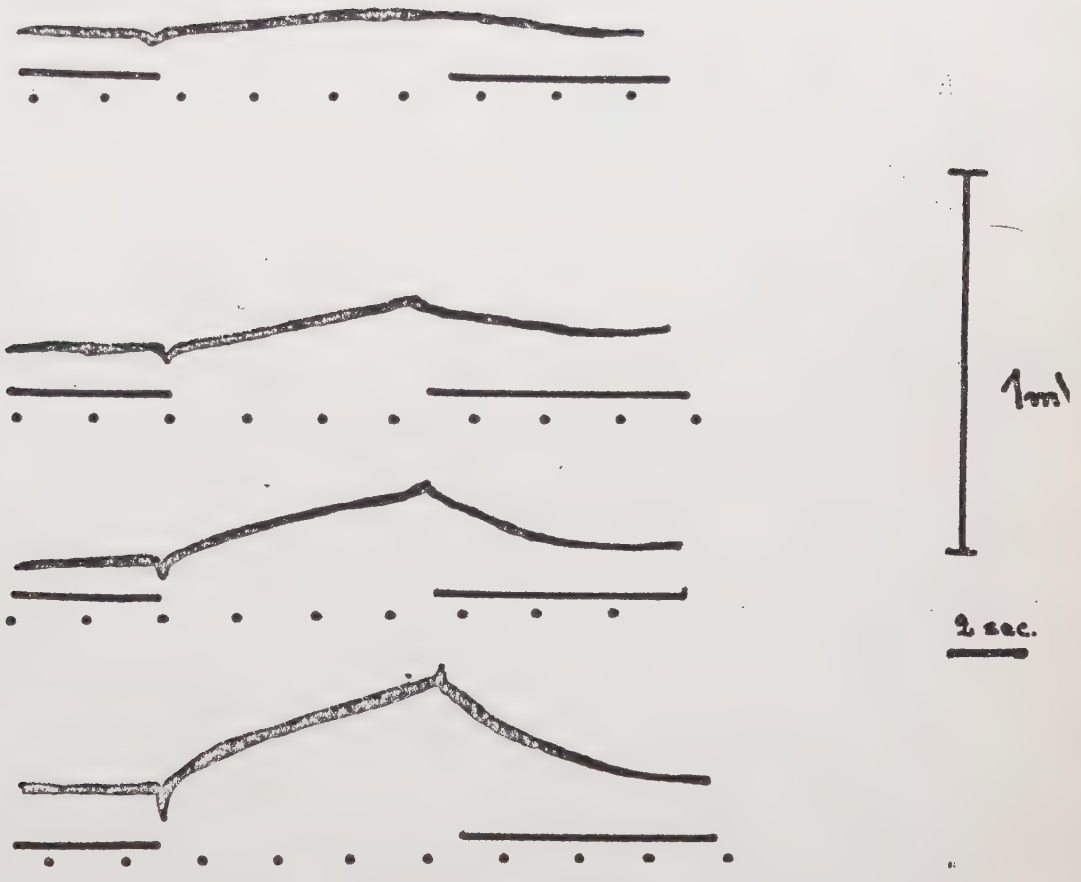


Fig. 35 . PORCELLIO - ERG en réponse à un éclairement
Animal adapté à la lumière.

ACTI[illegible] DES AGENTS PHARMACOLOGIQUES SUR L'ELECT[illegible]ORETINOGRAMME

ACTION DE L'ETHER

Au cours de l'éclairement long

Dès les premières minutes ,cete action se manifeste par la disparition du plateau négatif . A ce moment là ,le tracé ressem--ble exactement à l' ERG des deux autres animeaux intacts . (Fig.36)

Cependant cet aspect ne dépasse jamais deux heures ,et malgré une seconde anesthésie massive, il redevient ce qu'il était avant mais sans accident "on" et "off".

Au cours de la stimulation brève

Nous observons une forte diminution d'amplitude des deux ondes. Ensuite l'onde positive continue de diminuer jusqu'à s'égaliser avec l'accident négatif qui est lui-même à peine visible. (Fig.37)

ACTION DE LA PICROTOXINE

Au cours de l'éclairement long.

Nous n'avons pas noté d'action analogue à celle de l'éther (comme cela était le cas pour Armadillidium) . Le plateau ne s'inverse à aucun moment . Au dernier stade , nous une disp--arition de on et off. (Fig. 38)

Au cours de la stimulation brève

La figure 39 montre les modifications de l'ERG sous l'action de la picrotoxine. Tout de suite ,nous notons,une abolitionde l'onde négative et une très forte diminution de l'onde positive

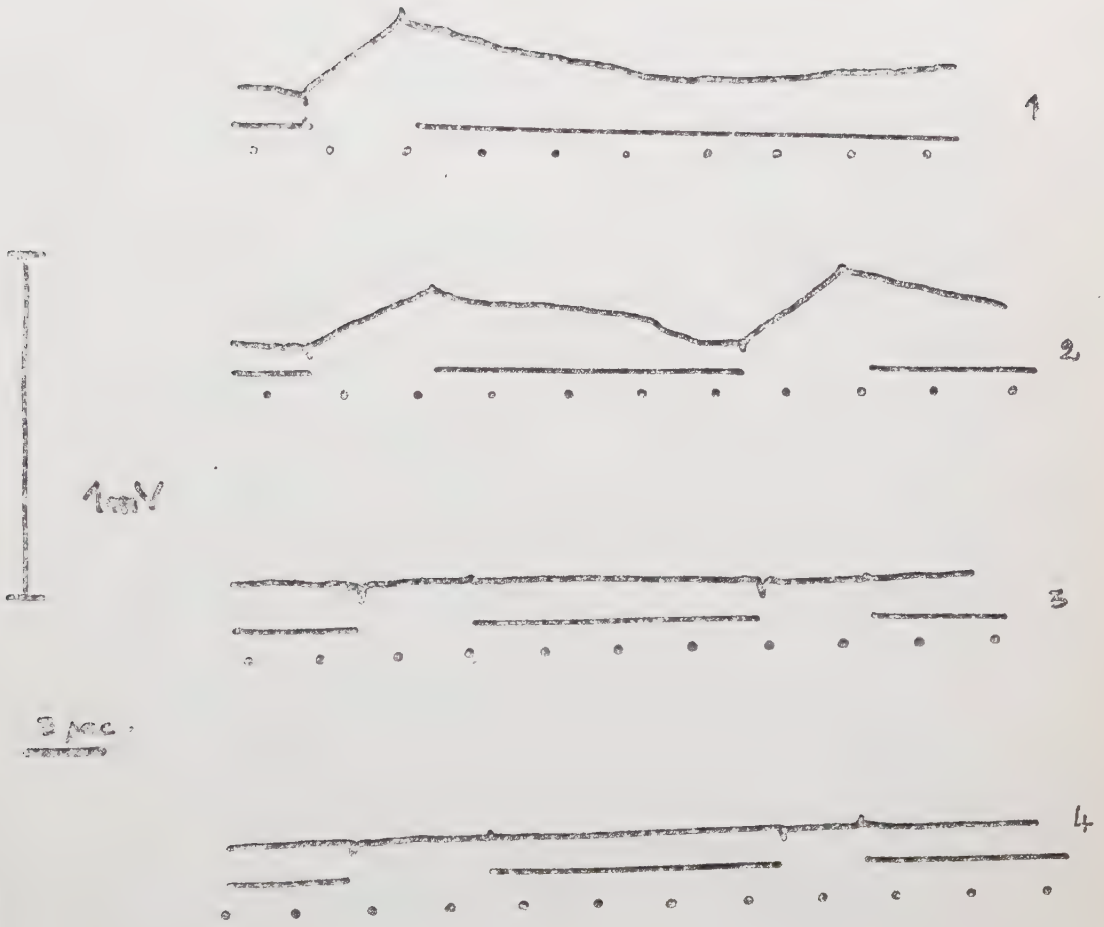


Fig. 36. PORCELLIO- Action de l'éther .

1. - Avant

2.3.4.

- 3mn après, environ.

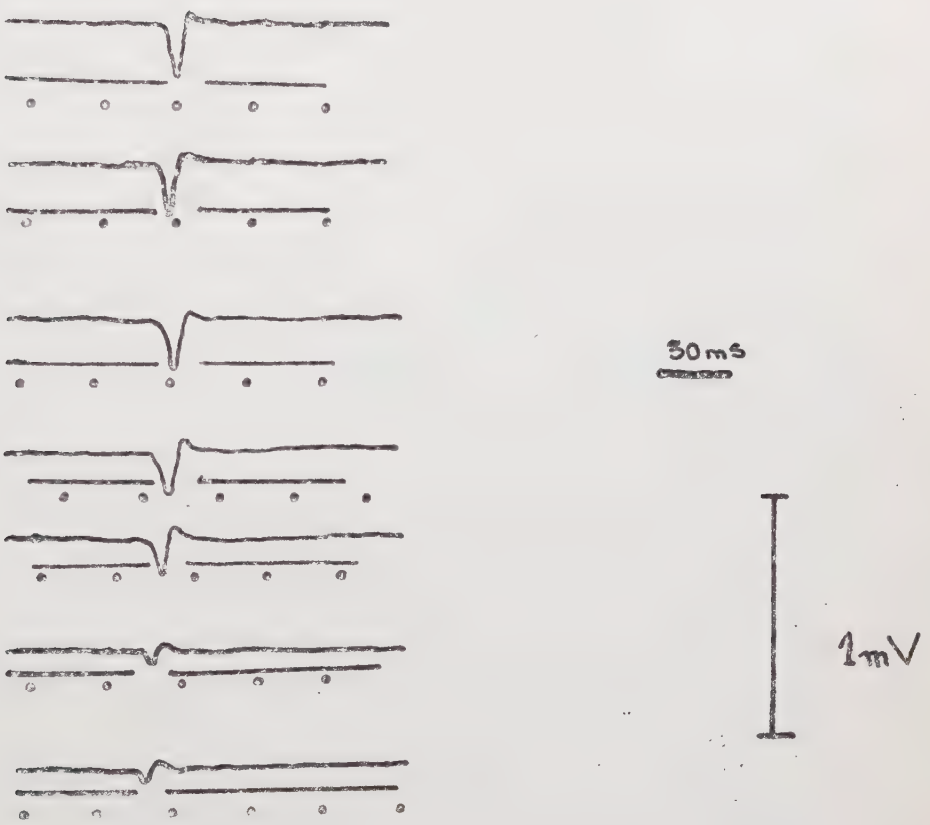


Fig .37. PORCELLIO- Action de l'éther.

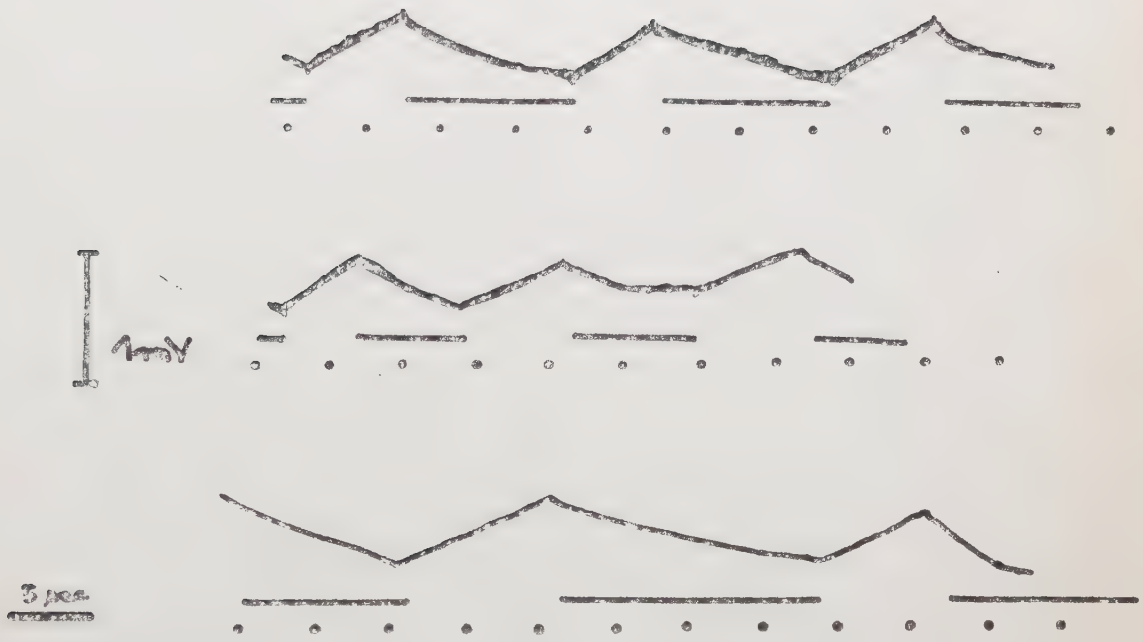


Fig. 38 . PORCELLIO - ACtion de la picrotoxine.

Cette première dose est légère , et si nous ne l'a renouvelant pas ,l'ERG redevient ce qu'il était avant l'injection.

SCHEMA DE STRUCTURE

Au terme de ces expériences ,nous pouvons décomposer l'ERG D'Armadillidium , d'Armadillo et de Porcellio en trois ondes élémentaires.

Nous proposons le schéma de structure suivant ,valable pour les trois animeaux/: une onde négative N ,une onde négative très lente NL et une onde positive P. (Fig 40)

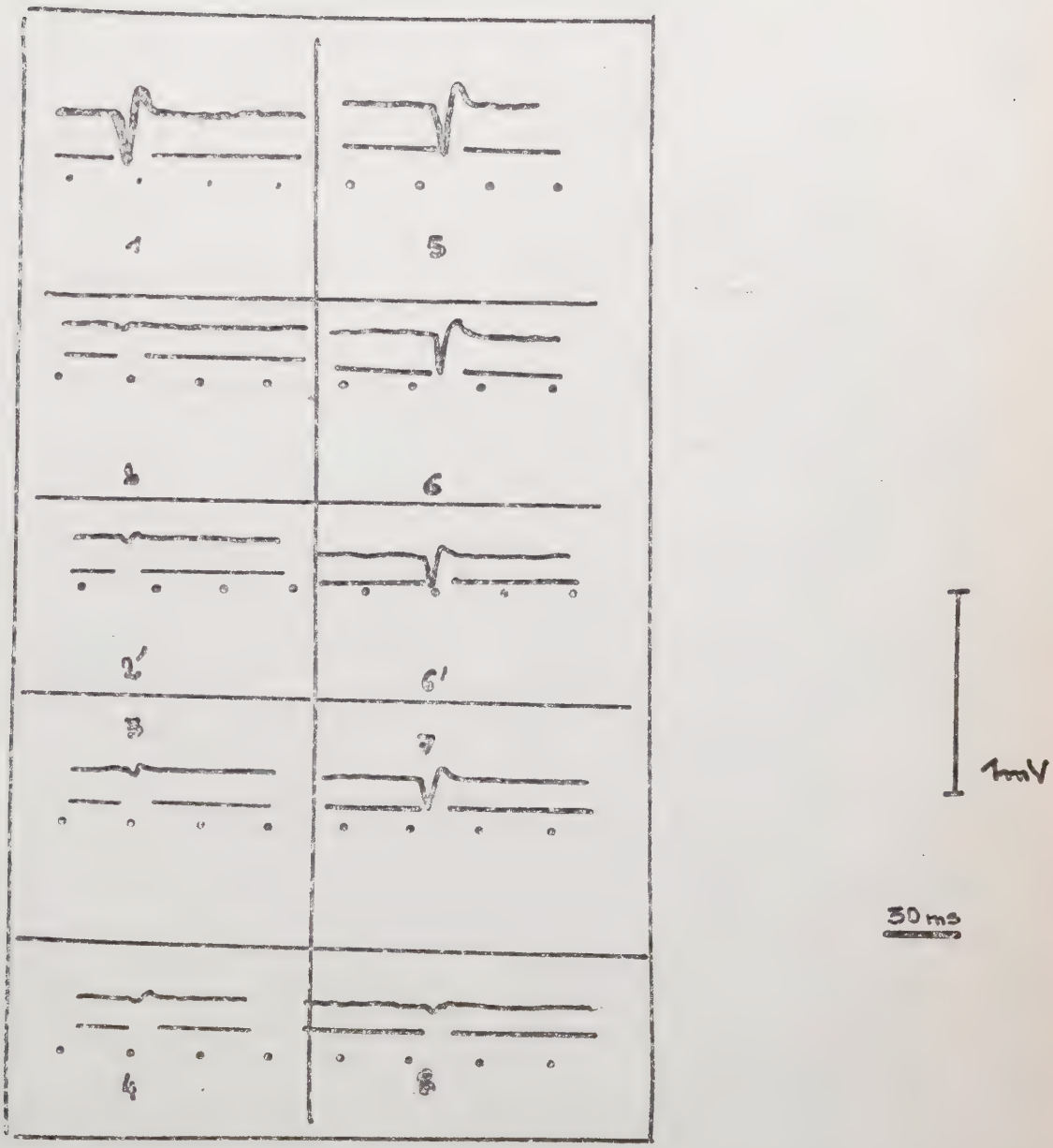


Fig.39 . PORCELLIO - Action de la picrotoxine.
1. Avant 2. première injection 8. deuxième injection

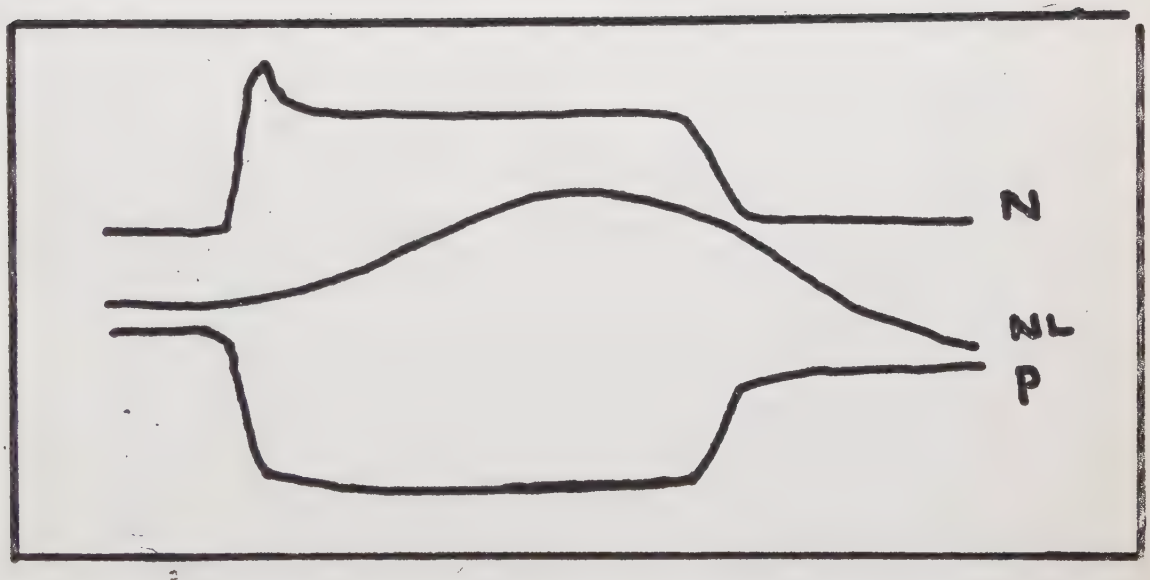
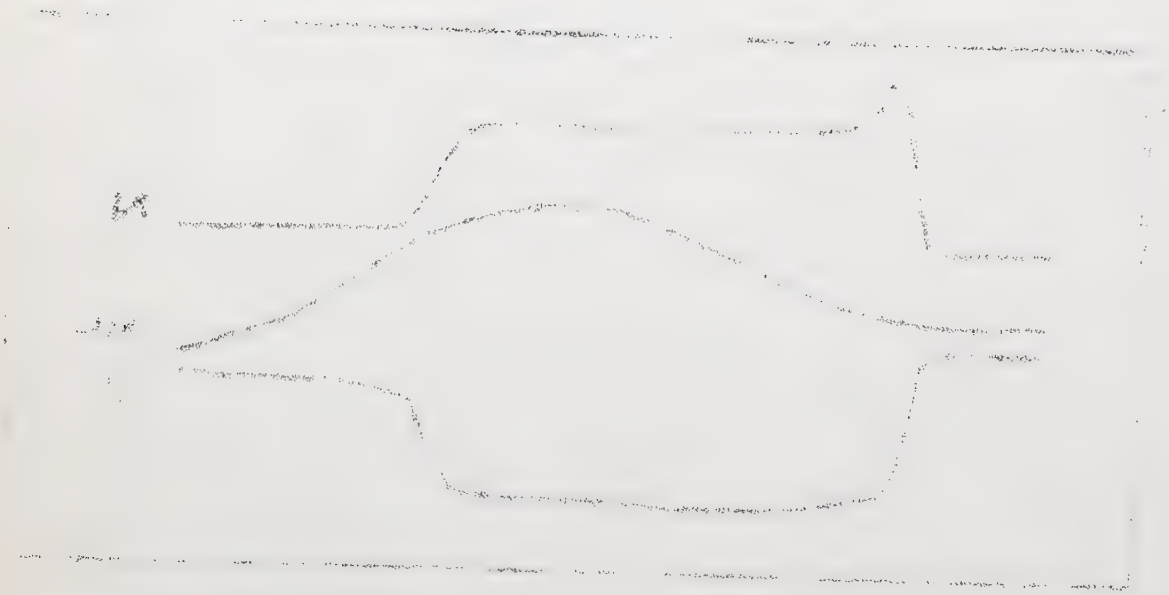


Fig. 40 - Les trois composantes de l'ERG
d'Armadillidium ,d'Armadillo et de Porcellio.



ERG EN FONCTION DE LA LONGUEUR D'ONDE DU STIMULUS

Cette étude concerne Porcellio. A cet effet nous avons uti-
-lisé comme stimulus ,le flash électronique. Il n'était pas dans notre intention d'étudier la sensibilité spectrale chez cet animale mais seulement savoir si l'on obtenait une réponse ,à certaines longueurs d'onde extremes du spectre visible.

Les longueurs d'onde suivantes ont été utilisés: 379 , 587, 848 et I004 nm

Comme on pouvait s'y attendre on n''a obtenu aucune réponse à I004 ,mais le stimulus correspondant à 848 nm est perçu.par l'animal

La sensibilité est maximum,pour la longueur d'onde 587 nm par contre la réponse à l'ultra-violet est très faible.

Cette étude coincide en partie avec celle de T.H. GOLDSMITH et R. FERNANDEZ ,portant sur Porcellio scaber (animal semblable à Porcellio Loewis -DE lBATTIN) et où il est signalé une rare-
-té des récepteurs proches de l'U.V. en général.

Le principal pic trouvé par ces auteurs (Fig 42) se situe aux alentours de 5I5 nm ,et le second maximum près de 350 nm.

Il semble que Porcellio possède un seul pigment (I2).

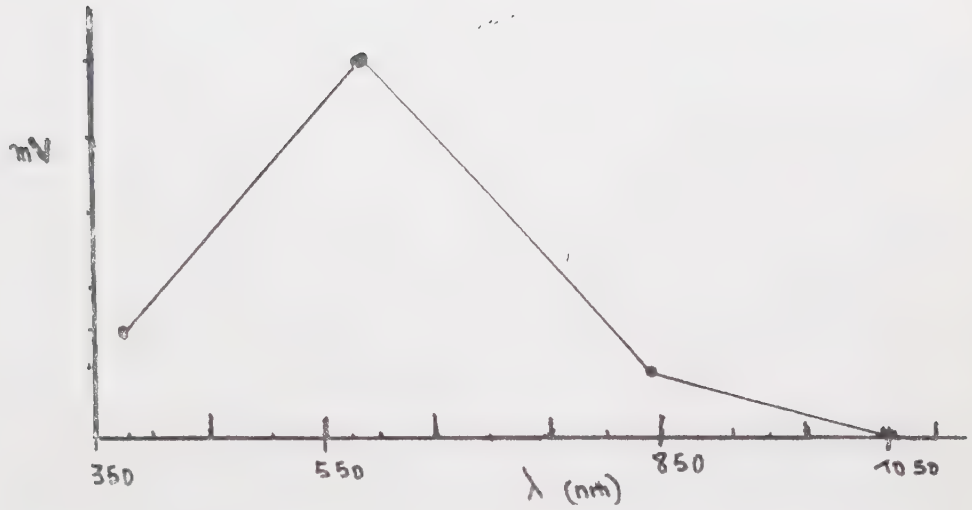


Fig. 4I . PORCELLIO - Sensibilité spectrale . En ordonnée, l'amplitude relative . Animal adapté à la lumiere.

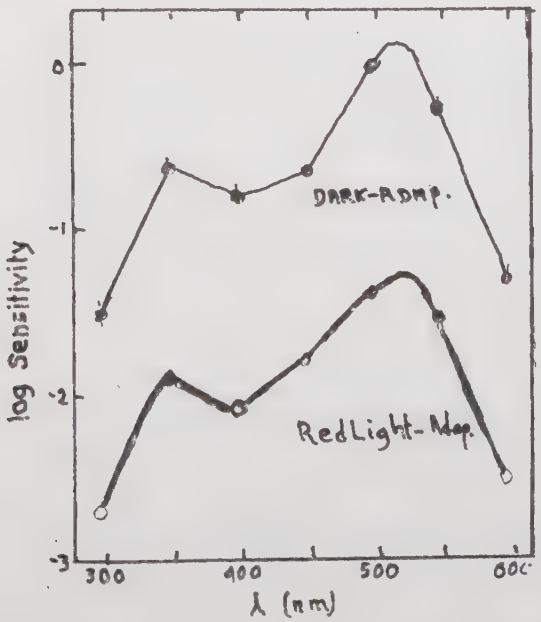


Fig.42 - PORCELLIO-EN ordonnee , le log de l'inverse du nombre de photons nécessaire pour obtenir une réponse de 250μ

RESUME ET CONCLUSIONS

L'ERG d'ARMADILLIDIUM ,d'ARMADILLO et de PORCELLIO , en réponse à un flash d'une durée de 0,5 milliseconde ,est sembla--ble pour les trois animeaux. Il débute par une onde positive rapide immédiatement suivie par une onde négative.

L'on-effect de L'ERG ,en réponse à un éclairement d'une durée de l'ordre de 5 secondes ,est diphasique ,lorsque les condi--itions d'amplification sont favorables. La cessation de l'écla--irement est marquée par une onde négative.

Chez Armadillo et Armadillidium ,le tracé revient à la ligne de base après l'on-effect ,alors que chez Porcellio ,il se développe une onde très lente.

Ces légères différences sont explicables par le fait ,que si Armadillo et Armadillidium sont très voisins et souvent confondus ,Porcellio est une espèce nettement différente.

Nous pouvons dire que les tracés obtenus sont comparables à qui a été décrit chez Ligia par RUCK et JAHN , en tenant compte de la méthode employée par ces auteurs.

L'action de l'éther et de la picrotoxine ,nous a permis de donner un schéma de structure de l'ERG ,valable pour les trois animeaux.

Ce n'est là qu'une première étape dans l'étude de ce groupe d'animeaux . Nous nous proposons de faire une étude d'ensemble approfondie,des Crustacés Isopodes marins et terrestres , qui parait interessante en ce sens qu'il existe dans ce sous-ordre un grand nombre d'espèces avec un nombre d'ommatidies très variable.

=

B I B L I O G R A P H I E

1. AUTRUM (H) - Electrophysiological analysis of the visual systemms in insects.
Exp. cell Res. I958 Sup. 5

2 BURKHARDT (D)- Spectral sensitivity and other response caracteristics single visuel cells in the Arthropods
Symp. Soc. Exp. Biol. n° I2 U.S.A. I962

3. BROWN (K.T.)-Compotents and their origins
Vision Res. Vol. I968

4. CARRICABURU (P) et NAIT (R.A.)
Electrorétinogramme du scorpion androctonus australis
C. R. Acad. Sciences , Série D , I967 , PPP

5. CARRICABURU (P)- Amplificateur à courant continu pour usage électrophysiologique utilisant des circ-cuits intégrés Philbrick.
Arch. Orig. C.N.R.S. I968 , 447

6. CARRICABURU (P)- Optique physiologique - Cours à l'usage des étudiants en médecine . I968.

7. DE LATTIN (G) - Utersuchungen an Isopodenaugen
BERLIN I939.

8. DOLLFUS (M.A.) -Electrorétinographie suivant la technique du professeur KARPE de Stockholm.
Bull. Soc. Ophtal. de France I949 N°7

9. ENCYCLOPEDIE INTERNATIONALE DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES
Tome I. Juin I969.

IO. FOUCHARD (R) et CARRICABURU (P) - Analysis of insect electrorĕtinogram
Z. Vergleich. Physiol. DTSCH. I969 64

II . GALIFRET - Notes de cours du D.E.A. d'Optique Physiologique
Janvier- mai I968 - Paris.

I2 . GOLDSMITH (T.H.) and FERNANDEZ (H.R.)
Comparative studies of Crustacean spectrle sensitivity
Z. Vergleich. Physiol. D##sch. I968 ,vol. 60 nº 2

I3 . HOUHE et CHANTON
Zoologie - Tome I Invertébrés.

I4 . JAYLE , BOYER et SARACCO
L'électrorétinographie. Tome I S.F.O. I965

I5 . KAYSER .
Physiologie Tome II - Sytème Nerveux . Muscle. I963

I6 . KERKUT
Electrical potentials in the Isopoda
Comp. Biochem Physiol G.B. I960 1, N° 4

I7 . KUNZE (P)
Spiegelsymmetrische Orientierung der achten Retinulaze
im Crustaceen-Auge
NATURWISSENSCHAFTEN 55 Jg., Heft 3 I968

I8 . LE GRAND (Y) Optique physiologique
Tome II - Lumière et couleurs I956

I9 . LE GRAND (Y) Lumière et vie animale
P.U.F. I967.

20 . NAGEOTTE (J)
Sur la vision chez les Vertébrés et chez les Arthropod
Rev. Génér. Scien. Vol. 52 I942.

2I . PEDLER (C.M.H.)
Sy mp. on colour vision
Ciba Foudation Churchill, Londres Spect. N° I6 I965

22 . PERDRIEL Encyclop. Méd. Chir. -Ophtal. I968

23 RUCK (P) Rétinal structures and photoréception
Ann. Rev. Entomol. U.S.A. I964

24 RUCK (P) and JAHN T.L.)
Electrical studies on the compound eye of Ligia occidentalis dana .
The journal of général phys. Vol. 37 N° 4 I954

25 TUURALA (O) LEHTINEN (A)
Uber Die wandlungen in der frinstruktur der lich--tsinneszellen beider hell-und dunkeladaptation im auge einer asselart oniscus asellus l.
Ann. Acad. Sc. Fenn
A_4 N° I23 I967 Helsinki.

26 VANDEL, Isopodse terrestres récotés
Public. Inst. Recher. Saha. Univer? Alger I948

27 VANDEL
Isopodes terrestres
Paris Le Chevalier - I962
Faune de France N° 64 et 66.

28 ERRIER
Recherches sur les yeux et la visionx des Arthropodes.
Bull. Biol. France et Belgique 76

29 WATERMAN (T.H.)
The physiology of crustacea.
Vol. II : Sense organs, intégration ,and behavi
ACADEMIC PRESS I96I